Ueber Brutkörper bildende Laubmoose

VON

W. J. JONGMANS.

EINLEITUNG.

Zweck dieser Untersuchungen waren die Brutkörper von *Oedipodium Griffithianum*, *Georgia pellucida* und *Aulacomnium*. Auch die weitere Lebensgeschichte von *Oedipodium* wurde mit in Untersuchung gezogen. Weil nun diese Pflanze eine sehr besondere Stelle in der Familie der *Splachnaceen* einnimmt, war es von grossem Interesse sie mit anderen *Splachnaceen* zu vergleichen. Die Resultate zu welchen ich bei diesen vergleichenden Untersuchungen gekommen bin, werde ich hier nur so weit sie direct mit *Oedipodium* zusammenhängen, verwenden, die übrigen denke ich in einer besonderen Arbeit später zu veröffentlichen.

Die Herren Kaalaas in Christiania und Havaas in Granvin Hardanger besorgten mir mein *Oedipodium*-Material, die Herren Dr. Dusèn und Geheeb stellten mir *Tayloria Dubyi* und *Splachnobryum*-Arten zur Verfügung, an dieser Stelle bezeuge ich Ihnen meinen herzlichen Dank, den beiden letzten auch noch für die brieflichen Auskünfte in verschiedenen Fragen.

Was *Aulacomnium palustre* betrifft, so fand ich hier keine Abweichungen von den herrschenden Auffassungen, die Brutorgane sind hier metamorphosierte Blätter, jeder Brutkörper entspricht einer ganzen Blattanlage. *Aulacomnium*

androgynum und *Georgia* dagegen zeigten teils interessante neue Details, teils Abweichungen von den herrschenden Meinungen. Das Material von *Georgia* stammte von verschiedenen Stellen aus der Umgegend von München, das von *Aulacomnium* von Lisse bei Leiden und von Weert (Holland).

Ich werde erst *Oedipodium* behandeln, um dann auch die Brutorgane der übrigen *Splachnaceen*, und von *Georgia* und *Aulacomnium* zu besprechen.

Diese Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institut in München auf Veranlassung und unter Leitung des Herrn Professors Dr. Goebel ausgeführt. Meinem hoch verehrten Lehrer spreche ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus für seine mir in so vielen Hinsichten zuteil gewordene Unterstützung.

OEDIPODIUM GRIFFITHIANUM.

Die Familie der *Oedipodiaceae*, wozu nur eine Art gehört hat im Laufe der Zeit verschiedene Stellen im System eingenommen. Die Pflanze wurde von dem Prediger Griffith an der Ostseite des Snowdongipfels in Wales entdeckt und von Dickson [1]) *Bryum Griffithianum* genannt. Nach anderen Autoren wurde sie *Gymnostomum Griffithianum* Sm. [2]), *Physcomitrium Griffithii* Angstr. [3]), *Splachnum Griffithianum* [4]) With et Hull und *Splachnum succulentum* Brid. [5]) genannt. Der Name *Oedipodium Griffithianum* und die Zugehörigkeit zu den *Splachnaceen* wurde von Schwaegrichen [6]) festgestellt. Schimper [7]) betrachtete *Oedipodium* erst als Gattung der *Tayloriaceae*, später [8]) als eine eigene Familie in der Unterabteilung der *Splachnaceae*. Lindberg [9]) stellte unsere Pflanze als eigene Familie

---

1) Dickson Fasciculi (IV) plantarum cryptogamicarum Britanniae. London 1785—1801.

2) Smith and Sowerby, The English Flora. London 1824—36.

3) Dispositio muscorum in Scandinavia hucusque cognitorum. Upsaliae 1842.

4) Hooker et Taylor, Muscologia britannica. London 1818.

5) Bridel, Muscologia recentiorum omnium muscorum frondosorum hucusque cognitorum. Gothae 1797—1822.

6) Johannes Hedwig, Species muscorum frondosorum. Opus postumum, Suppl. II. Leipzig 1823.

7) Schimper, Synopsis Muscorum, Ed. I, p. 295.

8) id. Ed. II, p. 354.

9) Utkast till en naturlig Gruppering af Europas Bladmosses med opstelled Frugt. Helsingfors 1878.

zwischen *Splachnaceen* und *Tortulaceen*; C. Müller [1]) hat die *Splachnaceae* als Untergruppe der *Funarioideae* neben den *Funariaceen*.

Er betrachtet *Oedipodium* als eine Gattung der *Splachnaceae verae*, und als nahe verwandt mit *Hymenocleiston* und *Splachnobryum*.

Diese Gattung *Splachnobryum* weicht in dem Fruchtbau von den anderen *Splachnaceen* ab. Sie hat eine *Pottiaceen*-ähnliche Frucht, weshalb sie von Brotherus [2]) zu den *Pottiaceen* gebracht wird. Sie stimmt aber in sovielen Beziehungen besonders mit *Hymenocleiston* und *Oedipodium* überein, dass ich glaube, dass C. Müller wirklich recht hat, wenn er die Gattung als Untergruppe zu den *Splachnaceen* bringt.

Von Brotherus [3]) wird *Oedipodium* als eigene Familie neben den *Splachnaceen*, *Disceliaceen* und *Funariaceen* angeführt.

Bei der Besprechung der Pflanze werde ich ausgehen von den Sporen, um dann nach einander Protonema, Blätter, Stämmchen, Fortpflanzungsorgane und Sporogon und vegetative Vermehrung zu behandeln.

Die Sporen sind mittelgross (nach Roth 22—27 μ) ziemlich regelmässig tetraëdrisch, grünlich gelb bis rotbraun und warzig papillös über der ganzen Oberfläche mit Ausnahme einer Stelle am spitzen Ende, welche glatt ist und auch viel heller. An dieser Stelle findet später die Keimung statt. Wenn die Sporen keimen, springt nämlich dort die Exine mit 3 Längsspalten auf und der Keimschlauch tritt hervor. Dieser ist ziemlich chlorophyllreich und wächst zunächst zu einem kurzen Zellfaden aus. Sämmtliche Wände sind gerade. Bei Torfkulturen wird der Faden nicht

1) Genera muscorum.

2) Natürliche Pflanzenfam. p. 420.

3) id. p. 508.

mehr als acht Zellen lang. Diese sind kurz und breit und ziemlich chlorophyllreich. In der Endzelle entsteht, nachdem diese und die übrigen Zellen des Fadens mit Ausnahme der 2—4 unteren in die Breite gewachsen sind, nun meistens durch zwei schiefe Wände eine 2 schneidige Scheitelzelle mit welcher dann das als **Protonemablatt** bezeichnete Gebilde weiter wächst. Mehrere Zellen des Fadens teilen sich zugleicherzeit und auch nachträglich noch durch Quer- und Längswände, so dass schliesslich nur noch 2—4 ungeteilte Zellen; die unteren, übrig bleiben. Die letzten Zellen, welche sich geteilt haben, schwellen einigermassen auf, an diesen bilden sich dann bald Rhizoiden. Oft bildet auch eine der ungeteilt bleibenden Zellen ein Rhizoid, ausnahmsweise selbst alle, im Allgemeinen sterben die nicht geteilten Zellen, die diesen als Fuss zu bezeichnen Teil mit den Sporen verbinden, bald ab. Nachdem nun das so angelegte Protonemablatt, wie man diese Protonema-Anhänge bei *Oedipodium* und *Georgia* nennt, einige Zeit mit der zweischneidigen Scheitelzelle weiter gewachsen ist, wird früher oder später und zwar bei den best wachsenden Exemplaren am frühesten, diese aufgeteilt und Randwachstum, und zwar wie bei Farnen durch Periklinen und Antiklinen, tritt dafür an die Stelle. Nicht immer aber kann man im Laufe der Entwicklung eine Scheitelzelle beobachten. Sehr oft kommt es vor, dass die Zellen der Fäden im Anfang sich nur durch senkrecht auf einander stehende Wände teilen, während dann später in den äusseren Zellen auch schiefe Wände auftreten können, so dass der ganze Aufbau des fertigen Blattes ein sehr unregelmässi-

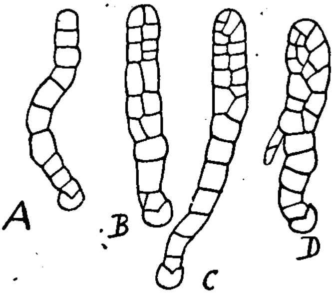


Fig 1. Verschiedene Entwicklungsstadiën der Protonemablätter. A noch fadenförmig. B ohne zweischneidige Scheitelzelle. C und D mit zweischn. Scheitelzelle.

ger wird. Auch können im Anfang nur solche senkrecht auf einander stehende Wände auftreten und erst, nachdem dies einige Zeit so weitergegangen ist, eine zweischneidige Scheitelzelle angelegt werden mit der dann das Blatt wieder weiter wächst, bis diese schliesslich auch wieder aufgeteilt wird. Hieraus geht hervor, dass bei den fertigen Protonemablättern der Bau sehr unregelmässig sein kann, was man an den beigefügten Figuren (fig. 1) deutlich sehen kann. Die ganze Keimung hat also viel Übereinstimmung mit der von den *Sphagnum*-Sporen [1]), denn auch hier wird im Anfang ein kurzer Faden gebildet, nur geht der Faden viel rascher zur Flächenbildung über. Auch hier kann entweder eine Scheitelzelle oder Randwachstum auftreten, nur ist hier das Auftreten einer Scheitelzelle weniger häufig als bei *Oedipodium*. Ob auch bei *Oedipodium* die auswachsenden Rhizoiden an ihren Enden wieder flächenförmig werden können, habe ich bis jetzt nicht beobachten können mit Ausnahme von einem unten zu erwähnenden Fall.

Versuche, die frischen Sporen auch in einer vollständigen Nährlösung keimen zu lassen, schlugen im Anfang ganz fehl, nach einiger Zeit hatten einige Sporen ziemlich lange Keimfäden gebildet, die aber nicht zur weiteren Entwicklung kamen. In einer Nährlösung ohne Calcium hatten sie nach einigen Monaten etwas besser gekeimt und lange Zellfäden gebildet, die an Stellen, wo sie über Wasser reichten, ganz kleine Flächen gebildet hatten. Immerhin war auch hier Keimung Ausnahme.

Im Anfang meiner Untersuchungen verfügte ich nur über Herbarmaterial. Es ist nun eine bekannte Tatsache, dass es Moossporen giebt, welche eine sehr lange Austrocknungsperiode ertragen können, erwähnt doch Schim-

1) Goebel. Organographie p. 344. Auch konnte ich es wahrnehmen in meinen eigenen Nährlösung-Kulturen wo, nebenbei bemerkt, sämmtliche Sporen Flächen bildeten und nie längere Fäden auftraten, in Uebereinstimmung mit dem was auch Goebel hierüber mitteilt.

per, [1]) dass er Sporen ausgesät hat von Moosen, welche mehr als fünfzig Jahre im Herbar gelegen hatten und dass diese genau so gut gekeimt hatten, wie die frischen. Leider giebt er nicht an, bei welchen Arten er es versucht hat. Bei meinem Material waren Sporogone mit reifen Sporen, gesammelt 1886. Diese habe ich ausgesät in einer Nährlösung ohne Calcium, nach einem Monat hatten fast sämmtliche Sporen gekeimt und bildeten ziemlich lange Protonemafäden, welche an der Stelle, wo sie die Oberfläche des Wassers erreichten, senkrecht emporwuchsen und wieder flächenförmig wurden und stellenweise nach einiger Zeit schon Knospen gebildet hatten. Im Allgemeinen waren die Zellen dieser Fäden viel länger und schmäler als die der Torfkultur, auch blieben viel mehr Zellen ungeteilt; oft wurden aus den unteren Zellen der Fäden Seitenfäden gebildet, welche ziemlich lang unter Wasser weiterwachsen konnten. Wenn diese Seitenfäden, welche im Anfang, aus langen schmalen Zellen mit schiefen Wänden bestanden, [2]) über Wasser reichten, wurden die neu gebildeten Zellen kürzer und reicher an Chlorophyll und schritten die Fäden genau so zur Flächenbildung wie die primären. Bei dem Übergang der langgstreckten Zellen in die kürzeren kann man dann noch sehen, wie statt der schiefen Wände gerade auftreten (fig. 2).

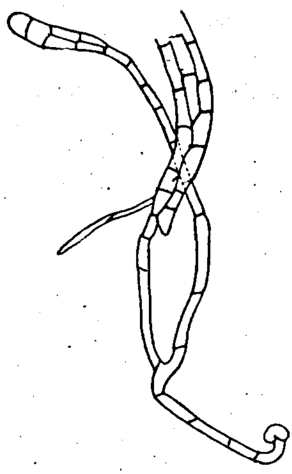


Fig. 2. Spore aus dem Material in 1886 gesammelt mit einer Protonemaverzweigung und Flächenbildung an beiden Zweigen.

Die Tatsachen, dass die alten Sporen unter denselben Bedingun-

1) Rech. anatomiques et morphologiques sur les mousses. 1848 p. 12.

2) Diese Seitenfäden sahen genau wie Rhizoiden ohne braungefärbte Wände aus.

gen besser keimen als die frischen und dass meine Aussaat von frischen Sporen, auf Torf in der ersten Zeit absolut nicht keimte und dies erst getan hat nachdem die Kultur aus Versehen einige Tage ausgetrocknet gewesen war, und schliesslich, dass Sporen, welche fortwährend feucht gehalten waren, selbst nach vier Monaten nicht gekeimt hatten, sprechen dafür, dass eine Austrocknungsperiode, wenn dann vielleicht auch nicht absolut notwendig, doch für die Oedipodiumsporen sehr vorteilhaft ist.

Goebel[1]) erwähnt, dass die Flächenbildungen bei *Georgia, Oedipodium, Tetradontium* und *Diphyscium* zu betrachten sind als einzelne seitliche Protonema-Äste, die sich zu Zellflächen oder Zellkörpern umbilden. Aus meinen Untersuchungen geht jedoch hervor, dass dieses für *Oedipodium* nicht zutrift. Immer bildet sich hier die Hauptachse, überhaupt der einzige Faden, welcher aus der Spore entsteht, in eine Fläche um, so dass man *Oedipodium* in dieser Beziehung ganz gut mit *Sphagnum* in eine Reihe stellen kann. Die Hauptachse bleibt bei *Oedipodium* wie bei *Sphagnum* immer unverzweigt, nur einmal konnte ich, abgesehen von den Verzweigungen bei der Wasserkultur, eine Verzweigung beobachten, bei der dann beide Fäden flächenförmig wurden. Auch bei *Georgia* kommt es, wie auch Correns[2]) schon bemerkt hat, vor, dass Protonemablätter nicht nur aus Seitenfäden, sondern auch aus der Spitze des Hauptfadens hervorkommen. Immerhin ist es hier aber nach meinen Beobachtungen Ausnahme und ein grosser Unterschied zwischen *Georgia* und *Oedipodium* ist noch, dass bei dieser Pflanze, wie bei *Sphagnum*, das fadenförmige Protonema auf einige und dann noch durch die Kürze abweichende Zellen reduziert ist, während es bei *Georgia* sehr lange Fäden bildet, die aus normalen,

---

1) Goebel, Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora. Vol. 72, p. 9.

2) Correns, Vermehrung der Laubmoose, p. 197.

viel längeren als breiten Zellen bestehen. Zwischen den Protonema-Anhängen von *Oedipodium* und *Sphagnum* giebt es aber noch sehr grosse Unterschiede, erstens die definitive Form, und zweitens, dass diese Gebilde bei *Sphagnum* flach dem Substrat anliegen, während sie bei *Oedipodium* im Allgemeinen senkrecht emporwachsen.

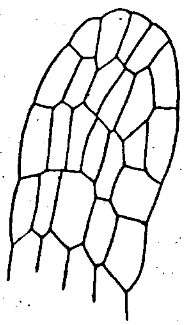


Fig. 3. Oberer Teil eines ausgewachsenen Protonemablattes.

Immerhin kann auch hier, wie wir später bei den Verzweigungen der Protonemablätter sehen werden, ein Teil dem Substrat anliegen.

Im ausgewachsenen Zustande sind die Protonemablätter meist zungenförmig (fig. 3) mit stumpf abgerundetem Ende und erreichen eine Länge von höchstens einigen m.M. Sie wachsen wie gesagt senkrecht nach oben. Meistens kann man an der Stelle, wo die ungeteilt gebliebenen Zellen in die Lamina übergehen eine scharfe Umbiegung bemerken. In meinen Kulturen bildeten sie verhältnissmässig wenige und kurze Rhizoiden, die meistens auf die Zellen des Fusses beschränkt waren. Die Zellen sind bei den älteren Protonemablättern im oberen Teil ungefähr isodiametrisch und sehr chlorophyllreich und zeigen oft schon die bei den gewöhnlichen Blättern vorkommenden kollenchymatischen Verdickungen in den Zellecken. Im unteren, schmäleren Teil sind die Zellen sehr langgestrecht und enthalten sehr wenig Chlorophyll.

In vielen Fällen behält das Protonemablatt nun diese Form bei, sehr oft aber ist es gelappt und ausgebuchtet (fig. 4*b*). Diese Ausbuchtungen entstehen dadurch, dass zwei bis vier Randzellen sich rascher teilen als die übrigen und zwar durch Wände dem Rande parallel. Dadurch entsteht also eine Ausbuchtung, welche ohne Scheitelzelle weiter wächst. In anderen Fällen findet auch wohl im

Anfang eine Vorwölbung von zwei bis drei Randzellen statt, dann aber entsteht in einer dieser eine gewöhnliche zweischneidige Scheitelzelle, mit welcher dann der neue Teil einige Zeit weiter wächst. Meistens sehr bald wird aber auch hier die Scheitelzelle aufgeteilt. Diese Ausbuchtungen stimmen der Art der Entstehung und der Form nach viel überein mit denen der Prothalliën von *Gymnogramme leptophylla* Desv. [1]) Auch hier werden sie durch Steigerung des Wachstums einiger Randzellen hervorgebracht.

In diesen Fällen geht das Gewebe des primären Blattes einfach ohne Weiteres in das der Ausbuchtung über. Es kann aber noch ein dritter Fall eintreten. Eine der Randzellen, aber auch nie mehr als eine, wölbt sich vor, und

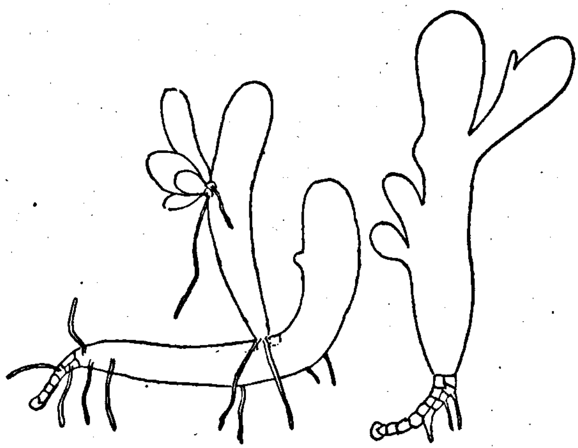


Fig. 4. *a*. Altes Protonemablatt mit sekundärem Protonemablatte an welchem sich eine Knospe mit mehreren Blättern gebildet hat.
b. Protonemablatt mit Ausbuchtungen durch Teilung mehrerer Randzellen entstanden.

erfährt einige Teilungen so, dass eine zweischneidige Scheitelzelle entsteht. Diese wächst dann aus zu einem neuen Protonemablatte (fig. 4*a*). An der Stelle, wo dieses dem

1) Goebel. Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla* Dev. Bot. Ztg. 1877 p. 684.

primären aufsitzt, schwellen die Fusszellen auf und bald wächst dort eine Anzahl Rhizoiden aus. An diesem zweiten Blatte entsteht dann meistens noch ein drittes in derselben Weise. Die auf einander folgenden Blätter stehen dabei nicht in denselben sondern in gekreuzten Flächen. Es kommt mehrfach vor, dass das primäre Blatt so zu sagen hinuntergezogen wird durch die an der Ansatzstelle des sekundären Blattes ausgewachsenen und in das Substrat eindringenden Rhizoiden und so flach dem Substrat anliegt und mittelst vieler Rhizoiden, welche besonders aus der unteren Hälfte des primären Blattes auswachsen, darin noch mehr befestigt wird. Das sekundäre Blatt wächst dann wieder senkrecht hinauf. Die Bildung dieser sekundären Blätter kann man am besten vergleichen mit der der gewöhnlichen am *Georgia*-Protonema, denn auch diese entstehen aus nur einer Zelle.

An diesen Protonemablättern entstehen nun die jungen **Stammknospen.** Eigentümlich ist, dass, wenn Verzweigungen auftreten, wie bei den aus Sporen hervorgekommenen meistens der Fall ist, die Knospen nie aus den primären Blättern entstehen, sondern erst aus den sekundären oder tertiären.

Die jungen Knospen entstehen nicht aus einer Anschwellung der Basis des Protonemablattes, wie bei *Georgia* der normale Fall ist, sondern immer aus einer Randzelle. Nie habe ich in meinen Kulturen und auch nicht an den aus Norwegen mir geschickten Pflanzen beobachten können, dass eine Randzelle im unteren Teil des Protonemablattes ausgewachsen war, sondern immer in der Mitte oder noch höher hinauf. Der Entstehungsvorgang der Knospen ist der folgende. Eine Randzelle wölbt sich vor und teilt sich durch eine Wand dem Rande parallel. Die untere Zelle teilt sich besonders durch nahezu senkrecht auf dem Rande stehende Wände und dadurch entsteht ein kleiner Zellkörper der die durch drei Teilungen zu Stammscheitelzelle gewordene obere Zelle trägt. Der Vorgang ist hier genau

so, wie ich ihn später bei der Entstehung der Knospen auf isolierten Protonemablättern und gewöhnlichen Blättern beschreibe.

Die ersten **Blätter**, die jetzt sich entwickeln, kann man unmöglich von den Protonemablättern unterscheiden. Sie stehen sehr dicht gedrängt und nur durch die Gegenwart der dazwischen stehenden Schleimhaare stellen sie sich als Stammblätter heraus. Man kann nun an diesen und den später entstehenden Blättern alle möglichen Übergänge zwischen Protonemablättern und gewöhnlichen finden. Die jüngsten sind, wie gesagt, den Protonemablättern fast ganz gleich, ohne Rippe, sie stellen bald ihr Scheitelwachstum ein, und haben noch sehr wenig verdickte Zellecken. Das erste Zeichen der Annäherung zu den Blättern ist das Auftreten einer Rippe in der Form einer doppelten Zellschicht in der Mitte des Blattes, auch werden dort die Zellen etwas länger gestreckt. Die später auftretenden Blätter haben im Anfang und selbst oft ziemlich lang Scheitelwachstum. Früher oder später aber wird auch hier die Scheitelzelle aufgeteilt und tritt Randwachstum an die Stelle. (fig. 5).

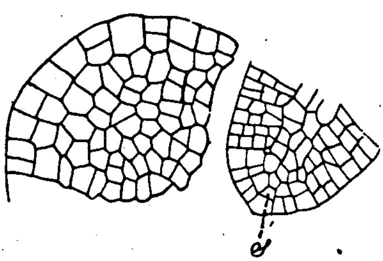


Fig. 5. Spitzen von jungen gewöhnlichen Blättern mit Randwachstum, bei *s* kann man noch die alte Scheitelzelle erst durch eine Wand geteilt bemerken.

Die einzigen bis jetzt bekannten Beispiele, dass Moos-Blätter ganz oder teilweise ohne zweischneidige Scheitelzelle wachsen, sind *Buxbaumia* und *Andreaea*. Bei *Buxbaumia* liegen aber die Verhältnisse ganz anders, hier tritt nach der Beschreibung Goebel's [1]) überhaupt keine Scheitelzelle auf. In der Gattung *Andreaea* aber findet man

1) Goebel. Archegoniatenstudiën Flora Bd. 76 p. 98.

alle Übergänge. Man kann hier beobachten: [1] „Blätter, die die gewöhnliche Anordnung zeigen, andererseits solche, die zwar zuerst eine zweischneidige Scheitelzelle zeigen, dann aber zu einfacher Antiklinen- und Periklinenfächerung übergehen (*A. petrophila*) und endlich tritt bei *A. rupestris* diese von Anfang an auf." In *A. petrophila* haben wir also einen ähnlichen Fall wie bei *Oedipodium*. Dass bei *Oedipodium* die normalen Blätter so viele Übereinstimmung mit den Protonemablättern zeigen und dass alle mögliche Übergänge zwischen den beiden vorliegen, dürfte dazu leiten diesen Aufbau, wie Goebel es auch für *Buxbaumia* und *Andreaea* tut, als einen primitiveren zu betrachten, um so mehr als, wie wir später sehen werden, noch viele andere Gründe vorliegen um *Oedipodium* als eine primitive Form unter den *Splachnaceen* zu betrachten.

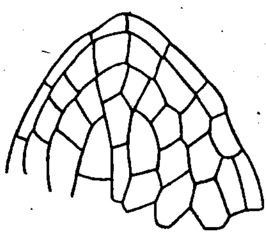


Fig. 6. *Tayloria Dubyi*. Spitze eines Blattes mit Randwachstum.

Oedipodium ist aber nicht die einzige Art unter den *Splachnaceen* bei der die Blätter ihr Scheitelwachstum einstellen. Bei *Tayloria Dubyi* (Duby) Broth [2], einer Patagonischen Art, wachsen die Blätter ziemlich lang mit einer Scheitelzelle. Schliesslich aber wird diese aufgeteilt und deutliches Randwachstum (fig. 6) tritt dafür an die Stelle.

---

1) Goebel. Organographie p. 353.

2) Diese *Tayloria Dubyi* soll synonym sein mit *Hymenocleiston magellanicum* Duby beschrieben von Duby in Mémoires de la societé de physique et d'histoire naturelle de Genève Tome XXIV prem. part. Genève 1874—75 p. 361—74. Dieses *Hymenocleiston* hat nach der Beschreibung von Duby und auch nach C. Müller (Genera muscorum), der die neue Gattung aufrecht erhält, viel Uebereinstimmung mit *Oedipodium* und war mir deshalb interessant. Als ich aber die Exemplare von *Tayloria Dubyi* = *Hymenocleiston* untersuchte, fand ich grosse Abweichungen zwischen diesen Pflanzen und der Diagnose von Duby. Duby sagt u. a.: Dès que le stipe s'allonge, la coiffe tombe et le stipe blanc, extrêmement flexible, semble

Am meisten auffallend ist aber *Splachnobryum aquaticum* C. Müll, eine Wasserform aus Somalia. Schon in sehr jungen Stadien wird hier das Scheitelwachstum eingestellt und die Blätter wachsen mit einem deutlichen und ziemlich regelmässigen Randwachstum weiter (fig. 7). Die anderen *Splachnobryum*-Arten, die mir zur Verfügung standen, haben kein eigentliches Randwachstum. Wohl kann es vorkommen, dass das Blatt einigermassen gesäumt ist, und dass dabei auch die Scheitelzelle eine Querteilung hat, aber zu einem

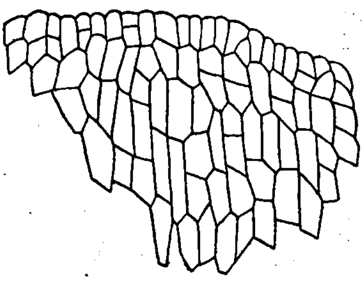


Fig. 7. *Splachnobryum aquaticum*. Oberer Teil eines Blattes mit Randwachstum.

---

ne pas pouvoir porter la capsule noirâtre, se recourbe et retombe en petits fils blancs sur les tiges fort serrées. Hiervon ist nun aber bei *Tayloria Dubyi* nicht die Spur zu bemerken. Auch soll *Hymenocleiston* kein Peristom haben, während *T. Dubyi* ein sehr schönes hat.

Bemerkenswert ist nun, dass die beiden Pflanzen im sonstigen Bau übereinstimmen. Herr Dusèn, der diese *Tayloria* in Patagoniën gesammelt hat, und Herr Geheeb waren so freundlich mir brieflich in dieser Beziehung Auskunft zu geben. Sie schreiben den Unterschied einem Observationsfehler von Duby zu. Herr Geheeb schrieb mir: Duby hat vielleicht unreife Sporogone gehabt und dadurch das Peristom übersehen. Herr Dusèn hat die *Tayloria* mit einigen ihm von C. Müller geschenkten sterilen Stämmchen von *Hymenocleiston* vergleichen können und fand, dass, wie ich oben sagte, sämmtliche sonstige Eigenschaften der beiden Pflanzen übereinstimmten. Trotzdem ist es mir noch ein Rätsel, wie Duby solche Observationsfehler hat machen können. Immerhin wäre noch in dieser Frage interessant, fertiele Originalexemplare mit einander vergleichen zu können. Jedenfalls, was für mich jetzt sehr wichtig ist, ist die von Dusèn als *Tayloria Dubyi* verteilte Pflanze wirklich diese Art und interessant ist es, dass diese Pflanze, ob sie nun synonym ist mit *Hymenocleiston* oder nicht, so viele Uebereinstimmungen mit *Oedipodium* zeigt.

Randwachstum kommt es nicht. In der Gattung *Splachnobryum* nimmt das *S. aquaticum* eine sehr abweichende Stellung ein, wie wir später noch wiederholt bemerken werden. Um so mehr ist dies auffallend, weil sämmtliche andere *Splachnobryum*-Arten nur durch so kleine Unterschiede von einander abweichen, dass man sie fast als eine Sammelart mit einigen kleinen Varietäten auffassen kann.

Die Blätter von *Oedipodium* stehen am Stämmchen in einer Divergenz $^2/_5$. Vollständig ausgebildet sind sie gross mit langem, schmalem, am Stämmchen ziemlich weit herablaufendem Grunde, länglich oval, ganzrandig und oben stark abgerundet. Der untere Teil besteht aus sehr langen, zarten und wenig Chlorophyll-führenden rechteckigen Zellen, mehr nach oben werden die Zellen kürzer und gehen allmählich in die rundlich sechseckigen Zellen des oberen Teils über. Die Zellen sind hier zwar viel kleiner als im unteren Teil, an sich aber doch noch immer recht gross und locker, äusserst fleischig und weich, aber mit deutlich verdickten Zellecken (fig. 8) versehen, mehr nach unten werden diese Verdickungen weniger stark um bei den sehr grossen, langen Zellen des Blattfusses vollständig zu verschwinden.

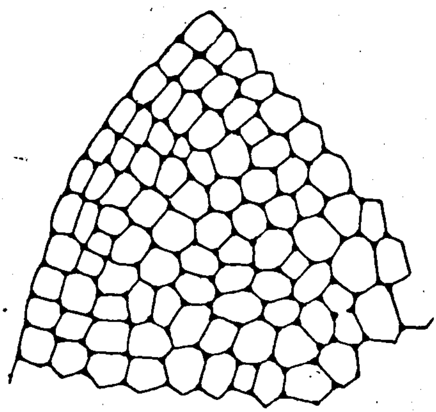


Fig. 8. *Oedipodium.* Oberer Teil eines Blattes mit verdickten Zellecken.

Die rundlich sechseckigen Zellen führen viel Chlorophyll nur mit Ausnahme der schmalen und meistens viereckigen Randzellen, welche viel weniger haben. Zwischen den immer

auch verlängerten Randzellen des unteren Blattteils findet man mehrere kleinere Zellen, welche zu wimperähnlichen Rhizoiden ausgewachsen sind. (fig. 9). Diese Rhizoiden führen nun in den in der Nähe der Randzellen gelegenen Zellen noch ganz wenige, winzige Chlorophyllkörner. Bei

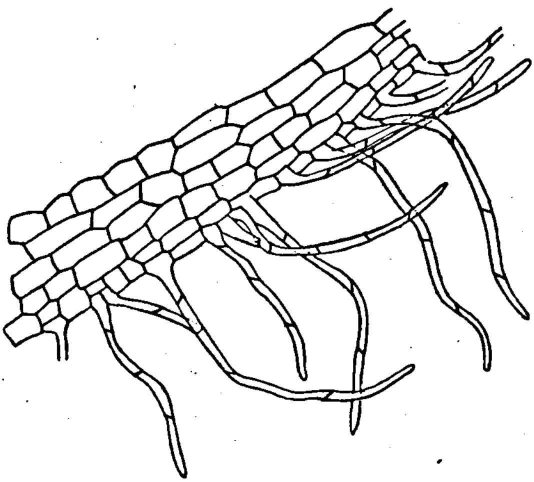


Fig. 9. Unterer Teil des Blattrandes mit wimperähnlichen Rhizoiden.

einigen Blättern sind fast alle untere Randzellen zu solchen Rhizoiden ausgewachsen. Diese Rhizoiden sollen nach Nyman [1]) in Verbindung mit den ablaufenden Blattbasen und dem Rhizoidmantel des Stämmchens eine äussere Wasserleitung im Sinne Oltmanns [2]) befördern. Auf diese äussere Wasserleitung werde ich bei der Besprechung des Stämmchens noch zurückkommen.

1) **Nyman.** Om bygnaden och utvecklingen af Oed. Griff. Akad. Afhandling Upsala 1896.

2) **Oltmans.** Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Band IV Heft 1.

Was das Zellnetz anbelangt haben die Blätter von *Oedipodium* am meisten Übereinstimmung mit den *Splachnobryum*-Arten und mit *Tayloria Dubyi* und *tenuis*. Nur sind sie bei *Spl. aquaticum* auch im oberen Teil durch das stark ausgesprochene Randwachstum mehr rechteckig und bei *T. Dubyi* sind die Zellwände etwas mehr gleichmässig verdickt.

Das ganze Blatt ist mit Ausnahme der nach unten sehr breit sich verflachenden Rippe einschichtig. Die Rückenzellen der Rippe sind sehr lang gestreckt und verhältnismässig schmal und führen, wie auch die sonst in Form wenig von den übrigen Blattzellen abweichenden basalen Zellen, mehr Chlorophyll als die Laminazellen. An den Rückenzellen kann man auch keine verdickte Zellecken unterscheiden, die Wände sind vielmehr gleichmässig etwas verdickt. Die basalen Zellen der Rippe haben im Allgemeinen sehr wenig verdickte Wände.

Im oberen Teil der bis etwa auf zwei Drittel des Blattes reichenden Rippe nähert sich die Form der Zellen allmählich der der oberen Laminazellen, bis an die Endzelle kann man aber die Rippenzellen dadurch erkennen, dass sie mehr Chlorophyll führen.

Im unteren Teil der Rippe können auch aus den Rückenzellen viele Rhizoiden entstehen, die unter Umständen sehr viel zur Verstärkung des Rhizoidmantels beitragen können.

Auf dem Querschnitt zeigt die Rippe im Allgemeinen ein weiches Gewebe (Fig. 10). Eine eigentliche Differenzierung kann nicht konstatiert werden. Nur durch Anwesend sein oder Fehlen des Inhalts sind sie zu unterscheiden, weil die Rücken- und Basalzellen wie gesagt sehr chlorophyllreich sind. Die Rippe besteht dann aus einer ziemlich gleichmässigen Schicht von Rückenzellen (Epidermiszellen. Lorentz) welche an der Aussenseite etwas verdickt sind. An der Basis kann man auch eine durchlaufende Schicht Basalzellen sehen. Dazwischen liegt ein lockeres Füllge-

webe. Die Anzahl der Rücken- und Basalzellen ist sehr wechselnd. Durch nachträgliche Teilung in den benach-

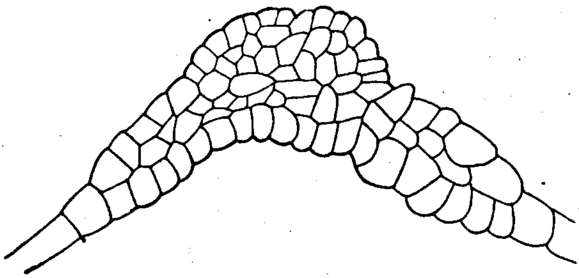


Fig. 10. Querschnitt durch eine Rippe von *Oedipodium*. Man kann eine durchlaufende Basalschicht unterscheiden. Differenzierung der verschiedenen Zellen ist hier nicht zu bemerken.

barten Laminazellen wird die Rippe verbreitert. Auf einem Längsschnitt sieht man, dass die inneren Zellschichten etwas längere, dünnwandigere und mehr zugespitzte Zellen haben als die beiden äusseren. Schneidet man eine Rippe mehr nach oben zu, so nimmt das Füllgewebe sehr rasch ab (Fig. 11) und schliesslich kann dann die Rippe bis auf 2 Basalzellen (Deuter im Sinne Lorentz [1]) und 3 Epidermiszellen beschränkt sein. Obgleich man hieraus sehen kann, dass die Basalschicht aus zwei basalen Deutern sich entwickelt hat, ist es doch nicht richtig mit Roth [2]) zu sagen: Blattquerschnitt mit zwei basalen Deutern (im Sinne Lorentz). Als systematisches Merkmal muss man doch sicher einen Schnitt durch eine normale Rippe, dort wo sie gut entwickelt ist, verwenden und dann sieht man nicht zwei Basalzellen sondern eine durchlaufende Basalschicht. Nach der Abbildung des Querschnittes auf Taf.

1) Lorentz. Studiën zur vergl. Anatomie der Laubmoose I Flora 1867.

2) Roth. Die Europäischen Laubmoose. p. 519.

XLII hat er das Blatt geschnitten an einer Stelle, wo die Rippe fast verschwunden ist. Auch bildet er dort eine Art

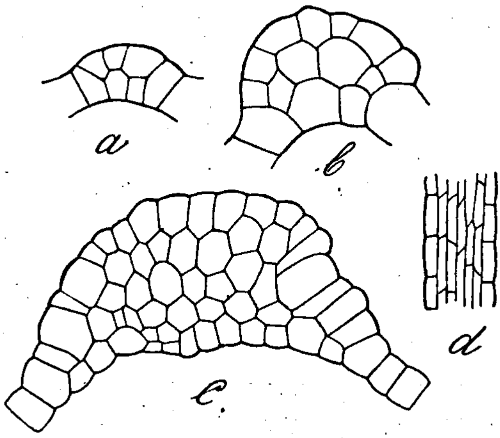


Fig. 11. a—c. Verschiedene Querschnitte durch Rippen von *Oedipodium*. *a.* am Meisten reduziert. *d.* ein Längsschnitt durch eine Rippe, die Zellen des inneren Gewebes sind etwas länger als die der äusseren Schichten und haben meist schiefe Querwände.

Begleitergruppe (gleichfalls im Sinne Lorentz genommen, die eigentliche Bedeutung dieser bei fast allen sonstigen *Splachnaceen*-Blättern vorkommenden Gruppe kleiner dünnwandiger Zellen wird die von Hydroiden sein) ab, und diese ist bei *Oedipodium* sicher nicht von den anderen Zellen unterschieden.

Von sämmtlichen anderen *Splachnaceen* zeigt *Tayloria Dubyi* (Fig. 12) welche auch sonst so viele Übereinstimmung mit *Oedipodium* hat, die meiste Ähnlichkeit, besonders, wenn man im mittleren Teil des Blattes einen Querschnitt macht. Auch hier kann man eine durchlaufende Schicht von Rückenzellen, die mit einigermassen verdickten bräunlichen Wänden versehen sind, beobachten und eine gleichfalls durchlaufende Schicht von 6—7 Basalzellen.

Die sogenannten Füllzellen nehmen, ohne von den genannten Schichten scharf unterschieden zu sein, den übrigen

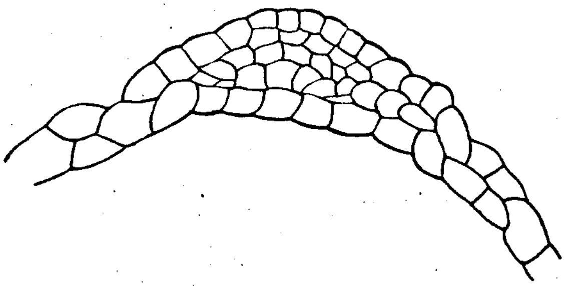


Fig. 12. Querschnitt durch eine Rippe von *Tayloria Dubyi* auch mit durchlaufender Basalschicht und ohne weitere Differenzierung.

Raum ein. Auch verflacht sich die Rippe hier durch nachträgliche Teilung von Laminazellen.

Bei *Splachnum*-Arten und bei *Tetraplodon mnioides* und *angustatus* findet man auch sehr wenig differenzierte Rippen, bei den beiden *Tetraplodon*-Arten sind auch die Rippen

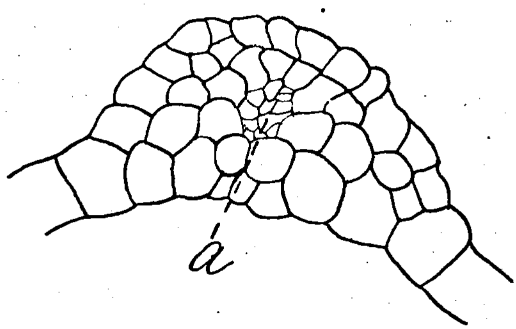


Fig. 13. *Tetraplodon angustatum*. Querschnitt durch eine Blattrippe. Deutlich ist hier eine Gruppe kleinerer dünnwandiger Zellen *a*.

verbreitert durch Teilung von Laminazellen, immer aber kann man hier eine Gruppe von dünnwandigen kleinen Zellen beobachten (Fig. 13).

Die Gattung *Splachnobryum*, die sonst so viele Übereinstimmung mit *Oedipodium* hat, weicht im Blattbau sehr ab. Hier sind die verschiedenen Zellgruppen sehr differenziert, besonders auffallend ist das stark verdickte innere Gewebe (Fig. 14). Auch findet man hier immer eine Gruppe kleiner dünnwandiger Zellen. Besonders abweichend nicht nur von *Oedipodium* sondern auch von sämmtlichen anderen *Splachnaceen* ist *Spl. aquaticum*, wo sich eine Schicht grosser dünnwandiger Zellen mitten durch das stark verdickte Gewebe zieht.

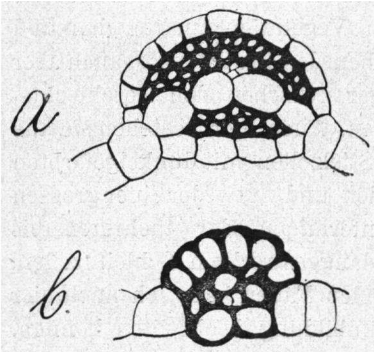


Fig. 14. a. *Splachnobryum aquaticum*.
b. " *erosulum*.

Die Schleimhaare der Laubmoose sind zuerst von Goebel[1]) für *Diphyscium* erwähnt. Hier hat jedes Haar mehrere Schleimzellen und die Entleerung findet durch eigentümliche Sprengung der äusseren Membranschicht statt. Die dabei entstehenden Kappen hat schon Schimper [2]) abgebildet.

Später wurden von Goebel [3]) auch Schleimhaare für *Funaria* beschrieben, auch hier findet eigentümliche Sprengung der Wand statt. Correns[4]) sagt, dass die Schleimbildung nur bei wenigen Arten bekannt ist. Er hat sie beschrieben für *Georgia pellucida*, *Meesea triquetra* und an rudimentär bleibenden Knospen einer *Dicranacee* (wahr-

---

1) Goebel. Morphol. und biol. Studien in Ann. du Jard. de Buitenzorg. VII, p. 69.

2) id. Über Jugendformen der Pflanzen. Sitzber. math. phys. Kl. K. B. Akad. XXVI, p. 464.

3) Rech. morphol. et anat. sur les mousses. Tab. VI, fig. 43—46.

4) Vermehrung der Laubmoose, p. 358.

scheinlich *Dicranodontium*) und bei *Catharinea*. Sie erfolgt nach ihm in den Membranen der farbloswandigen Zellen des oberen Abschnittes, der Schleimzellen, zwischen einer äusseren Schicht und einer inneren. Die Stielzellen sind nie an der Schleimbildung beteiligt.

Bei *Oedipodium* kommen ganz deutliche schleimbildende Haare vor (Fig. 15*a*) besonders an den jungen Pflanzen, wo sie in grosser Zahl um den Vegetationspunkt stehen und zwischen den Brutkörpern, auch aber weniger zwischen den Geschlechtsorganen. Auch hier bestehen sie aus zwei Stielzellen mit dunkelgefärbten Wänden und entweder einer grossen keulenförmigen oder mehreren (bis vier) langgestreckten Schleimzellen. In vielen Fällen habe ich auch hier Schleimbildung beobachten können. Die äussere Membranschicht wird hierbei auf genau dieselbe Weise gesprengt wie bei *Georgia*.

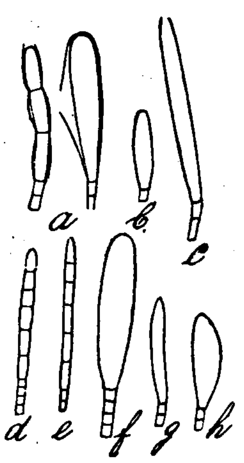


Fig. 15. *a*. Schleimhaare von *Oedipodium*; *b*. von *Tayloria Dubyi*; *c*. Keulenhaare von *T. tenuis*; *d*. Haare von *T. splachnoides*; *e*. von *T. patagonica*; *f*. Keulenhaare von *T. Cochabambar*; *g*. von *Dissodon subglaber*; *h*. von *D. indicus*.

Man kann auch bei verschiedenen anderen *Splachnaceen* besonders bei *Tayloria Dubyi* und bei *Splachnobryum*-Arten solche Schleimhaare sehen (Fig. 15*b*). Nur haben sie in diesen Fällen immer nur eine grosse keulenförmige Schleimzelle und kommen nur an den allerjüngsten Teilen vor. Wenn man sieht, wie diese Schleimhaare sich in den jüngsten Stadiën über dem Vegetationspunkt biegen und besonders, wenn man junge Stammknospen von *Georgia* in Betracht zieht, wo die ganze junge Stammanlage so zu sagen in Schleimhaaren gehüllt ist, wo aus den ersten Segmenten überhaupt noch keine Blätter, sondern nur Schleim-

haare gebildet werden, so kann man doch nicht anders als Goebel beifallen, wenn er sagt, dass diese Schleimbildung hauptsächlich zum Schutz des Vegetationspunkts dient. Neben diesen deutlichen Schleimhaaren kommen bei *Oedipodium* auch noch lange Haare aus mehreren kürzeren Zellen bestehend vor, bei welchen aber keine Schleimabscheidung konstatiert ist. Von diesen aus, ist der Uebergang zu den Paraphysen nicht gross mehr. Die Paraphysen bestehen aus mehr Zellen als die Haare (8—10). Die unteren Zellen sind immer langgestreckt, mehr nach oben bleiben sie es auch (die Paraphysen der weiblichen Blüte) oder die Zellen werden kürzer, breiter und dickwandiger (die der männlichen Blüten). Oft kommt es dann vor, dass sie sehr wenig von diesen kürzeren Zellen besitzen. Man hat also hier alle möglichen Übergänge und hierin liegt ein Beweis für die Richtigkeit der Auffassung Goebels, [1]) dass die Schleimhaare mit den anderen Haaren und mit den Paraphysen homolog sind. Übrigens hat Goebel [2]) bei *Dawsonia superba* in neuester Zeit einen schlagenden Beweis dieser Homologie gegeben. Hier befinden sich deutlich schleimabsonderende Haare (aus mehreren Zellen) nicht nur in den Blattachseln sondern auch auf der Basis der Blattfläche, was auch, wie wir später sehen werden, bei *Oedipodium* und *Georgia* gelegentlich vorkommt. Weiter sind die Paraphysen, die sonst bei *Polytrichaceen* Flächen bilden, hier entweder einfache Zellreihen oder sie zeigen einige Längsteilungen in ihren Zellen, sie nehmen also eine Mittelstellung zwischen denen von *Polytrichum* und von anderen Moosen ein. Nebenbei muss ich erwähnen, dass, wie bei der Behandlung der Blüten besprochen werden wird, die Paraphysen von *Oedipodium* gelegentlich

---

1) Goebel. Organographie p. 359.

2) Archegoniaten Studiën X. Beitr. zur Kenntn. austr. u. neuseel. Bryophyten. Flora 1906 p. 19.

die gleiche Eigenschaft zeigen wie bei *Dawsonia*. Am meisten interessant ist aber, dass auch an den Paraphysen der weiblichen Blüte von Dawsonia deutlich Schleimabsonderung zu bemerken ist. Die Paraphysen sind also ohne Zweifel mit den Schleimhaaren homolog.

Bei allen anderen *Splachnaceen* kommen nun in den Blattachseln sogenannte **Keulenhaare** vor. Mehrere Beispiele sind auf Fig. 15 (c—h) gegeben. Im Allgemeinen bestehen sie aus meistens zwei (ausnahmsweise 4) Stielzellen und einer grossen oder mehreren kleineren und dann länglichen Zellen. Solche Keulenhaare sind bei den Laubmoosen auch sonst ungemein verbreitet. Correns sagt, dass er sie bei allen Moosen, die er entwicklungsgeschichtlich untersucht hat, angetroffen hat. Wenn man denn auch in den systematischen Werken nachschlägt, wie z. B. in Limpricht, Roth oder der Bryologia europaea, findet man sie bei sehr vielen Moosarten erwähnt und abgebildet. Obgleich es nun nicht gelungen ist bei anderen als den obengenannten Schleimbildung nachzuweisen, bin ich doch durch die Tatsachen, dass sie schon zwischen den ganz jungen Blattanlagen gefunden werden und sich immer über dem Vegetationspunkt hinbiegen, wie dies auch die wirklichen Schleimhaare tun, überzeugt, dass diese sogenannten Keulenhaare keine andere Bedeutung, wenigstens ursprünglich, hatten als die Schleimhaare. Später können sie dann natürlich, wie auch Goebel vermutet, z. B. auch an der Wasseraufnahme sich beteiligen. Hierfür spricht sicher, dass sie bei *Tayloria* und *Dissodon*-Arten so massenhaft vorkommen. Man kann kein Blatt bei sämmtlichen Arten, mit Ausnahme von *Tayloria Dubyi*, untersuchen ohne dass man in der Achsel eine Reihe dieser Keulenhaare findet.

Das Stämmchen von *Oedipodium* hat eine wenig differenzierte Epidermis aus tangential gestellten, langgezogenen, unregelmässigen, mit relativ dünnen Aussenwänden versehenen Zellen. Sehr viele von diesen sehr inhalts-

armen Epidermiszellen sind zu langen Rhizoiden ausgewachsen, die zusammen mit den aus den Blatträndern und der Rippe entstehenden, das ganze Stämmchen wie in einen Mantel einhüllen.

Wenn man einen Querschnitt durch das junge Stämmchen macht (Fig. 16) findet man ein völlig homogenes Gewebe. Epidermis, Rindenparenchym und inneres Gewebe gehen ohne Unterschiede in einander über, vom Zentralcylinder ist nicht eine Spur zu finden. Nur sieht man, dass die Zellen nach innen zu allmählich kleiner werden. Anders wird das Bild, wenn man ganz alte Stämmchen schneidet (Fig. 17). Man kann dann deutlich einen Zentralstrang aus kleineren, mit unregelmässigen Wänden versehenen Zellen sehen. Eine deutliche Epidermis findet man aber auch dann noch nicht, die äussere Schicht und die darauf folgenden fünf bis sechs Schichten parenchymatischer Zellen sind einander völlig gleich. Nur kann man die Epidermis dadurch erkennen, dass die Zellen sehr inhaltsarm sind, während besonders die

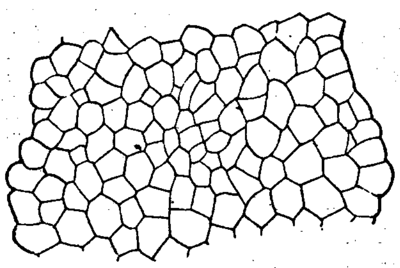


Fig. 16. Querschnitt durch ein junges Stämmchen von *Oedipodium*. Das Gewebe ist ohne Differenzierung, der Zentralstrang noch nicht sichtbar.

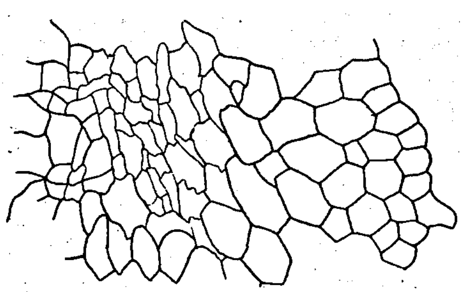


Fig. 17. Querschnitt durch ein älteres, Sporogon- tragendes Stämmchen. Der Zentralstrang als eine Gruppe kleinerer Zellen mit unregelmässigen, dünnen Wänden. Eine deutliche Epidermis fehlt auch hier.

äusseren Schichten des Rindenparenchyms ziemlich reich an Chlorophyll sind. Auf Längsschnitten kann man den Zentralcylinder am Besten unterscheiden an Verzweigungsstellen, wo man ganz deutlich sieht, wie die Zentralstränge der beiden Sprosse mit einander in directer Verbindung sind. Die Zellen tun sich dann vor als langgestreckte, dünnwandige, schmale Zellen mit meist schiefen Querwänden und im Allgemeinen wenig Inhalt. Etwas Inhalt, besonders Oeltropfen kann man jedoch immer finden. Dass in den Zentralsträngen Inhalt vorkommt, ist nach Haberlandt [1]) Ausnahme, er erwähnt es nur bei *Mnium hornum.* Oltmanns fand Oel in den Zentralsträngen von *Mnium* und *Polytrichum.* Ich habe es gefunden bei *Dissodon*-Arten.

In den kräftigsten Pflanzen besonders den Geschlechtsorgane tragenden findet man den Zentralstrang am Besten. Im oberen Teil der Stämmchen kann man, wenn diese Sporogone tragen, sehen, wie der Umfang des Zentralstrangs zunimmt.

Dass der Unterschied zwischen den älteren und jüngeren Pflanzen so gross ist, kann man ganz gut erklären. Die jungen sind ganz in den ablaufenden Blattbasen, den Rhizoiden am Rande und an der Rippe der Blätter und aus der Epidermis eingehüllt. Eine bessere äussere Leitung kann man sich doch kaum denken. Bei den älteren Pflanzen dagegen ist ein grosser Teil der Stämmchen weniger beblättert und stehen im oberen Teil die vielen sehr grossen Schopfblätter dicht gedrängt zusammen. Hier ist also eine viel weniger gute äussere Leitung und deshalb auch ein besserer Zentralstrang entwickelt.

Von sämmtlichen anderen *Splachnaceen* stimmt nur *Tayloria tenuis* mit *Oedipodium* überein. Auch hier findet man in den jungen Stämmchen keinen Zentralstrang; bei

---

1) Haberlandt. Beiträge zur Physiologie und Anatomie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrb. 1886.

den sonst viel mit *Oedipodium* gemein habenden *Tayloria Dubyi* und *Splachnobryum aquaticum* findet man einen deutlichen Zentralstrang. Das Verhalten von *Splachnobryum aquaticum* ist hier um so mehr interessant, weil es eine Wasserform ist und diese sollte nach Haberlandt keinen Zentralstrang haben. Die übrigen *Splachnobryum*-Arten die keine Wasserforme sind, haben dagegen keine Zentralstränge. Dass die Stämmchen so klein sind, ist wie wir bei *Angstroemia longipes* sehen, wo wir in 2—3 m.M. langen Stämmchen unter der 2—3- schichtigen Rinde einen mächtig entwickelten Zentralstrang finden, kein Grund für das Fehlen.

Der Blütenstand ist einhäusig, die fruchtbaren Blüten meist zwitterig, aber doch nicht wie Schimper [1]) und C. Müller [2]) sagen immer, es kommen auch rein weibliche und rein männliche Blüten vor. Die rein männlichen Blüten sind nur selten terminal, meistens seitenständig, die zwitterigen immer terminal, die rein weiblichen meistens, jedoch ab und zu kommt es vor, dass eine weibliche Blüte durch Sprossung und klein bleiben des Seitensprosses auf die Seite gedrängt wird. Nebenbei muss noch erwähnt werden, dass es sehr oft vorkommt, dass eine männliche Blüte so sehr in die Nähe einer terminalen weiblichen gerückt ist, dass sie nur noch durch ein Blatt des Hauptsprosses getrennt werden.

Die Antheridiën sind gross, länglich und kurzgestielt, sie stehen in den rein männlichen Blüten meistens zu 3—4 mit vielen grossen Paraphysen zusammen. Die Paraphysen sind meistens einzellreihig, ausnahmsweise kommt es vor, wie Schimper [1]) erwähnt und abbildet, dass sie nach oben aus einer doppelten Zellreihe bestehen, und also ähnliches Verhalten zeigen wie p. 89 für *Dawsonia* erwähnt wurde.

---

1) Schimper. Bryologia europaea.
2) Müller. Genera muscerum.

Die Hüllblätter sind nicht wesentlich von den gewöhnlichen unterschieden, nur sind sie oft etwas kleiner.

Können wir schon aus dem Verhalten von *Oedipodium* sehen, dass eine zwitterige Moosblüte aus mehreren Komponenten aufgebaut ist, so sehen wir, dass dies in der jedenfalls mit *Oedipodium* sehr nah verwandten Gattung *Splachnobryum* für die weiblichen Blüten der Fall ist. Bei *Splachnobryum erosulum* findet man die Archegoniën bis ziemlich weit von der Spitze entfernt in den Blattachseln vereinzelt ohne Paraphysen, bei *Splachnobryum Geheebi* aber kann man weiter noch sehen, dass sie sehr kurze aber dicke, sprossähnliche Stielchen haben und auch kann man hier beobachten, dass nicht aus der Blattachsel, sondern zwischen zwei Blattinsertionen am Stämmchen ein kurzer Seitenspross entsteht auf dessen Spitze sich dann ein Archegonium befindet. Man kann nun alle Übergänge zwischen diesem Zustande und einer normalen aus mehreren Archegoniën bestehenden Blüte finden. Oft kommt es vor, dass die Archegoniën schon durch Verkürzung des Hauptsprosses im oberen Teil der Stämmchen sich einander nähern, aber dass die am Hauptsprosse sich befindenden Blätter noch dazwischen stehen. Schliesslich können auch diese wegfallen und haben wir eine normale weibliche Blüte, die in diesem Falle also eigentlich aus mehreren zusammengekommenen Blüten, jede bestehend aus einem Seitenspross mit einem Archegonium, aufgebaut ist.

In Anschluss hieran möchte ich eine Bemerkung von Velenovsky [1]) besprechen. Er sagt: „Es geschieht selten, dass die Antheridiën einzeln zwischen den Blättern oder in den Blattachseln stehen. *Sphagnum* hat eigentlich keine männlichen Blüten, weil es hier nur die cylindrischen beblätterten, männlichen Zweige sind, welche zwischen den Blättern auseinander gestellte, langgestielte Antheri-

---

1) **Velenovsky. Vergleichende Morphologie der Pflanzen I p. 138.**

diën tragen. *Fissidens bryoides var. gymnandrus* hat in den Achseln der Stämmblätter einzelne Antheridiën mit einigen Paraphysen. Auch bei vielen Arten der Gattung *Webera* (z. B. *W. polymorpha*) sitzen die Antheridiën mit den Paraphysen in den Achseln der Hüllblätter unter der weiblichen Gipfelblüte. Daraus sehen wir also, dass die Antheridiën nicht immer am Ende der verkürzten oder verlängerten Zweigen stehen müssen, sondern, dass sie an verschiedenen Stellen der Stämme und der Zweige entstehen können, dass sie also eine Eigenschaft haben, die wir allgemein bei Lebermoosen beobachtet haben. Aus diesem Umstande sowie daraus, dass auch in der weiblichen Blüte manchmal Antheridiën beigemengt sein können, geht hervor, dass die Ansicht, alsob die männliche Blüte der Gattung *Polytrichum* eigentlich ein Komplex einiger Blüten sei, unrichtig ist." Weiter, Pag. 141, werden dann noch die Durchwachsungen bei den *Polytrichaceen* als Beweis gegen die erwähnte Auffassung angeführt.

Die Beweisführung ist hier aber nicht ganz klar und auch sind seine Beispiele nicht in Übereinstimmung mit den in der betreffenden Litteratur angeführten Tatsachen.

Erstens muss ich hier die Bemerkung Goebel's [1]) wiederholen, dass es sehr gefährlich ist zwei heterogene Gruppen wie die *Bryineae* und *Sphagnaceae* mit einander zu vergleichen. Übrigens hat aber schon Leitgeb [2]) das Verhalten bei *Sphagnum* studiert. Die Antheridiën sind hier scheinbar nicht terminal, sondern der Sprossachse entlang einzeln am anodischen Rand einer Blattinsertion inseriert. Er hat nun nachgewiesen, dass die Mutterzelle der Seitenäste und die der Antheridiën was ihre Entstehung aus den Segmenten betrifft, vollkommen

1) Goebel. Organographie p. 369.

2) Leitgeb. Wachstum und Entwickelung der Antheridien bei *Sphagnum*. Sitz. ber. Akad. der Wiss. Wien. Mathem. naturw. Classe Bd. LVIII (I) 1868 p. 525.

gleichwertig sind. Diese Mutterzelle geht dann, statt zu einem Seitensprosse auszuwachsen, schon im einzelligen Zustand zur Antheridiënbildung über. Es scheint auch nach Leitgeb's Angaben, dass Zellen, die ursprünglich zur Antheridiënbildung bestimmt waren, in Ausnahmefällen sich zu Zweigknospen entwickeln können. Goebel bemerkt noch hierzu, dass die Sachlage bei *Sphagnum* eigentlich nur ein extremer Fall ist von der viel vorkommenden näml., dass die männlichen Aeste oft, wie bei *Fontinalis* (und vielen Pleurocarpen), sehr reduciert sind.

Was *Fissidens bryoides var. gymnandrus* betrifft, so ist die Mitteilung von Velenovsky sehr unvollkommen, auch bei Limpricht, [1]) der sagt Antheridiën zu 1—3 nackt, d. h. ohne Hüllblätter, in den Achseln der Laubblätter, von vereinzelten Paraphysen begleitet, und bei Roth [2]) Migula [3]) u. a. ist der Sachverhalt nicht richtig angegeben. Ruthe [4]), der die Varietät beschrieben hat, sagt, dass er mehrfach Formen mit nackten Antheridiën in den Blattachseln gefunden hat, aber auch, und gewöhnlich waren diese die kräftigsten Pflänzchen, mit Antheridiën von Perichaetialblättern umgeben und schliesslich auch solche, wo an derselben Pflanze zugleich nackte und von Perichätiën umgebene Antheridiën vorkamen. Erstere befanden sich dann in den oberen, letztere in den unteren Blattachseln. Weiter sagt er noch, dass die nackten Antheridiën nicht genau in den Blattachseln sondern etwas höher hinauf am Stengel stehen. An der Spitze des Stengels befindet sich nun die weibliche Blüte und zuweilen in der

---

1) Laubmoose in Rabenh. Kryptogamenflora I p. 430.

2) Die europaeischen Laubmoose.

3) Laubmoose in Thome's Flora v. Deutschland p. 79.

4) Zwei neue europäische Arten der Laubmoosgattung *Fissidens* und über *Fissidens bryoides β gymnandrus*. Hedwigia 1870 p. 177.

zweiten Blattachsel, statt der meistens dort stehenden weiblichen Blüte, die nackten Antheridiën. Fehlt nun zwischen den männlichen und weiblichen Blütenteilen das immer unvollkommene zweite Blättchen, so erscheint die weibliche mit den daran stehenden nächsten Antheridiën genau wie eine bisexuale.

In diesen Tatsachen kann ich nun unmöglich ein Beweis sehen gegen die Acrandrie bei den Laubmoosen. Wir haben hier alle Übergänge zwischen einem von Perichaetialblättern umgebenen Blütenstand, also einem sicheren Seitenspross und nackten Antheridiën, in welchen ich auch einen Spross sehe, der aber noch viel mehr reduciert ist. Die Tatsachen bei dieser Pflanze beweisen also nur, dass ein Antheridiënstand auf einen Seitenspross zurückzuführen ist. Solange aber die Entwickelungsgeschichte nicht untersucht ist, können sie nie als Beweis gegen die Acrandrie angeführt werden. Auch in dem Angeführten aus der Gattung *Webera* wird ein solcher Beweis nicht geliefert.

Zugleicherzeit aber sind die hier angeführten Tatsachen, wie auch die bei *Oedipodium*, ein Beweis gegen den zweiten Teil der Bemerkung von Velenovsky. Wir sehen hier sehr deutlich, wie aus im Anfang getrennten Blüten durch Reduktion der dazwischen liegenden Teile eine zwitterige hervorgeht. Das Zusammenstehen von Antheridiën und Archegoniën in einer Blüte ist also aufzufassen als ein Komplex von, der Anlage nach, getrennten Blüten und ist gerade ein Beweis für die Auffassung der *Polytrichum*-Blüte als ein Komplex, denn wie hier die beiden zusammenkommenden Blüten verschieden sind, kann man sich doch auch ganz gut vorstellen, dass auch mehrere männliche Blüten zusammenrücken und durch Reduktion der Sprosse sich schliesslich ganz vereinigen.

Übrigens braucht man es in dieser Frage nicht bei einer Vorstellung zu lassen, liegen uns doch über die

Polytrichum-Blüte recente Untersuchungen von Vauppel [1]) vor. Die Antheridiëngruppen stehen in 2—3 über einander stehenden Reihen unterhalb je eines Blattes, untermischt mit den Paraphysen. Hofmeister und mit ihm Leitgeb [2]) nehmen nun an, dass jede Antheridiëngruppe einen kaum irgend in die Länge entwickelten Seitenzweig darstellt, dessen Scheitel sich zum ersten Antheridium entwickelt. Goebel [3]) bemerkt hierzu, dass er die Berechtigung dieser Auffassung vollkommen einsieht, aber dass die entwicklungsgeschichtliche Begründung fehlt. Vauppel hat nun auch die Entwicklung untersucht. Er kam dabei zu dem folgenden Schluss. Die Blüte bei *Polytrichum* ist eine zusammengesetzte, in den Antheridiën-bildenden Segmenten des Hauptsprosses entwickelt sich eine Zweigscheitelzelle, diese wird aber nicht, wie bei den gleichfalls von Vauppel untersuchten auch zusammengesetzten Blüten von *Mnium*, zur Bildung der ersten Antheridiën der einzelnen Gruppen verwandt, sondern bleibt bis zur Anlage der letzten Antheridiën erhalten. Die Scheitelzelle des Hauptsprosses bleibt erhalten und kann nun in der nächsten Vegetationsperiode auswachsen, so dass die von Velenovsky als Gegenbeweis angeführten Durchwachsungen nicht gegen die Theorie der zusammengesetzten Blüte angeführt werden können.

Man kann also in den von Velenovsky erwähnten Beispielen diese Reihenfolge finden. Bei *Fissidens bryoides var. gymnandrus* werden an den Seitenprossen entweder noch einige Blätter gebildet oder auch diese fallen weg, bei *Polytrichum* ist der männliche Spross jedenfalls im

---

1) Vauppel. Beiträge zur Kenntniss einiger Bryophyten. Flora Bd. 92. 1903 p. 346.

2) Leitgeb. Die Antheridiënstände der Laubmoose. Flora 1882.

3) Goebel. Organographie p. 370.

mittleren Teil der Blüte konstant auf die Antheridiengruppe, bei *Sphagnum* auf ein Antheridium reduciert. Nun kann man auch für zwitterige Blüten eine ähnliche Reihe aufstellen. Wenn ein männlicher Blütenstand in die Nähe des weiblichen kommt, werden sie im Anfang noch durch ein Blatt getrennt sein. Schliesslich kann jedoch dieses Blatt, die letzte Spur der Verzweigung, wegfallen und wir haben die fertige zwitterige Blüte.

Man kann also die zwitterigen Blüten und männliche, wie sie bei *Polytrichum* und *Mnium* vorkommen, auffassen als Komplexe von mehreren verkürzten Seitenprossen.

Was **das Sporogon** von *Oedipodium* anbelangt, so muss ich hier direct bemerken, dass von einem eigentlichen Vergleich zwischen dieser Art und anderen *Splachnaceen* nicht die Rede sein kann. Besonders *Splachnobryum* weicht durch seine *Pottiaceen*-Frucht total ab, aber auch von sämtlichen anderen ist *Oedipodium* durch das Fehlen des Peristoms und durch den ausserordentlich langen Hals verschieden.

Wenn die Sporogone noch jung sind erinnern nach C. Müller[1]) die jungen fleischigen Fruchtstiele an die hornförmigen Früchte von *Anthoceros*. Die reifen Sporogone (Juli oder August) tun sich vor als orangefarbige, kugelrunde Kapseln. Die Kapseln sind aufrecht, der Deckel hoch gewölbt oder stumpf kegelförmig, entdeckelt besteht der Rand aus mehreren Reihen von orangeroten, bei älteren Kapseln dunkelbraunen, sehr schmalen und etwas in die Länge gezogenen, fast hyalinen Zellen. Diese ganz schmalen Zellen werden nach unten zu etwas breiter, bis sie in die rundlich sechseckigen Zellen des oberen Halsteiles übergehen, auch hier sind wohl die Wände noch auffallend dick, aber sie machen dann schon mehr einen fleischigen, weichen Eindruck. Ein Peristom fehlt bei *Oedipodium* vollkommen, ebenso ein Ring. Die Haube ist kegelförmig zylindrisch,

1) Genera muscorum p. 126.

und bis zur kegelförmigen Spitze einseitig gespalten und auch am Grunde mehrfach zerrissen. Sie bedeckt nur den Deckel und einen kleinen Teil der Kapsel, fällt leicht ab und besteht an der Basis aus hyalinen, nach oben aus bräunlichen Zellen.

Die Columella ist nach oben durch ein dünnwandiges Gewebe mit dem Deckel verbunden. An den entdeckelten Kapseln sieht man dieses Gewebe zerrissen an der wie mit einem Kragen versehenen Columella, diese selbst fällt zusammen zu einem Strang, an welchem man keine Zellenstruktur mehr bemerken kann.

Der Fuss dringt ziemlich tief in das Gewebe des Stämmchens ein und ist langgestreckt mit ziemlich breit abgerundetem Ende. Nach Nyman soll er eine hakenförmige Spitze besitzen. Nach meinen Beobachtungen werden die Zellen des Fusses nach unten zu länger. Die Epidermiszellen, welche im oberen Teil stark verdickt sind, werden dünnwandiger und gleichfalls langgestreckter. Die Zellen des Zentralstrangs der Stämmchen sind auf diese Weise in fast directem Zusammenhang mit denen des Fusses. Man sieht dann auch deutlich, wie der Zentralstrang sich in den Fuss und weiter in die Seta fortsetzt.

Was Nyman als Seta bezeichnet, ist dies nicht. Er nimmt fast den ganzen Hals nur mit Ausnahme von dem verbreiterten oberen Teil, den er Hypophyse nennt, dazu. In Wirklichkeit ist aber die Seta sehr klein und ist der Hals fast dreimal so lang. Was Nyman denn auch als Querschnitt durch die Seta abbildet, ist ein Schnitt durch den unteren Halsteil. Die Seta besteht auf dem Querschnitt (fig. 18) der Hauptsache nach aus einem parenchymatischen Gewebe, nach aussen zu werden die Wände allmählich verdickt bis an die aus ziemlich grossen langgestreckten Zellen mit stark verdickten, fleischigen Wänden bestehende Aussenschicht. In der Mitte kann man einen Zentralstrang aus kleinen Zellen mit unregelmässigen Umrissen

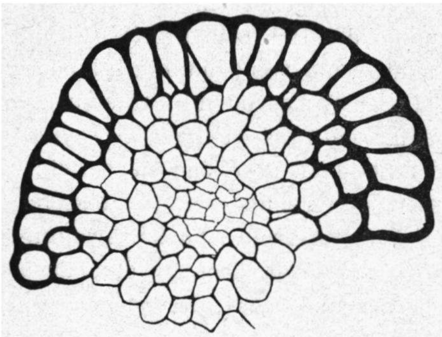


Fig. 18. Querschnitt durch die Seta von *Oedipodium*. Die Aussenschicht stark verdickt und aus grossen Zellen bestehend. Die Verdickung nach innen zu allmählig abnehmend. In der Mitte eine Gruppe aus kleinen dünnwandigen Zellen bestehend.

bemerken. Dieser setzt sich direct in den Zentralstrang des Halses fort, auch die Epidermis des Halses ist die directe Fortsetzung der Setaepidermis. Übrigens ist der Übergang von dem Gewebe der Seta in das schwammige des Halses ein sehr plötzlicher, wie auch deutlich auf der Abbildung in den Natürlichen Pflanzenfamilien zu sehen ist. Die Epidermiszellen des Halses werden im oberen, verbreiterten Teil kürzer und breiter und gehen so wie gesagt allmählich in die der eigentlichen Kapsel über. Der Zentralstrang setzt sich nach oben in den der Columella fort. Das Schwammgewebe besteht aus einigen Reihen grosser Zellen, die im schmalen Halsteil in wellig gebogenen oft zusammenstoszenden Liniën nach unten laufen. Im oberen Teil verlaufen sie mehr schräg. Die Interzellulare sind sehr gross. Während die Epidermiszellen fast inhaltslos sind, führen die Schwammzellen ziemlich viele und verhältnissmässig grosse Chlorophyllkörner. Bei den jungen Sporogonen füllt dieses Gewebe den ganzen Hals bis oben aus, bei den alten ist der Hals teilweise hohl.

Auf dem Halse und besonders auf dem von Nyman Hypophyse genannten Teil findet man grosse Spaltöffnungen. Im mittleren und unteren Teil fehlen sie fast oder ganz, wohl kommt es dann vor, dass man die von Nyman beschriebenen rudimentären Spaltöffnungen findet. Die Stomata liegen in einer Fläche mit der Epidermis und sind

länglich oval. Besonderen Bau zeigen sie nicht. Sie stehen mit den Interzellularräumen des Halses in directer Verbindung. Die Nebenzellen sind wenig von den übrigen Epidermiszellen unterschieden. Sämtliche von mir untersuchte *Splachnaceen* mit Ausnahme natürlich von *Splachnobryum*, zeigen denselben Bau der Stomata. Nur sind sie bei einigen Arten etwas grösser oder kleiner, oder in grösserer Zahl vorhanden. Bei den *Dissodon*-Arten ist das Schwammgewebe meistens sehr gut entwickelt. Hier sind dann auch die Spaltöffnungen zahlreich und gross. Besonders gross sind sie bei *D. subgluber*. Bei verschiedenen *Tayloria*-Arten ist das Schwammgewebe sehr schlecht entwickelt. Bei *T. Moritziana* und *T. Cochabambar* findet man einen sehr kurzen Hals, in diesem ist ein eigentliches Schwammgewebe nicht entwickelt. Man findet einige im oberen Teil etwas schief, im unteren Teil gerade verlaufende Reihen von ziemlich grossen, rundlich ovalen Zellen, die fast ohne Interzellulare aneinanderschliessen. Die Spaltöffnungen sind dann auch wenig zahlreich und klein. Besser ist das Schwammgewebe schon bei *T. Splachnoides* und *Rudolfiana*. Bei *tenuis* und *serrata* nähert es sich schon mehr dem Typus eines Schwammparenchyms. Hier findet man schon ziemlich grosse und viele Interzellulare. Die Höhe seiner Entwicklung hat das Schwammgewebe jedoch bei *T. Dubyi*. Diese Art hat einen langen, sehr bleichen Hals, der mit Ausnahme des Zentralstrangs ganz mit einem Gewebe aus langgestreckten, grossen, rundlichen Zellen wie bei *Oedipodium* gefüllt ist. Es ist direct auffallend, dass bei dieser Art Hals und Schwammgewebe so stark entwickelt sind, um so mehr weil doch auch in mehreren anderen Punkten schon Übereinstimmung zwischen *Oedipodium* und *T. Dubyi* gefunden worden ist. Durch das deutlich entwickelte Peristom der zuletztgenannten sind die beiden Arten doch wieder sehr verschieden. Spaltöffnungen kommen bei *T. Dubyi* nicht so viel vor wie bei *Oedipodium*. Auch

hier, wie bei vielen anderen *Tayloria*-Arten, findet man rudimentäre Spaltöffnungen.

DIE BRUTKÖRPER VON OEDIPODIUM.

Diese Brutkörper wurden zuerst abgebildet von Valentine[1]. Er nannte sie: One of the gemmiform bodies, which are found in the axillae of the leaves. Später wurden sie von Berggren[2] beschrieben, der auch die Entwicklung und Keimung untersuchte, dann von Nyman[3] und schliesslich von Correns[4] der aber nur über Herbariummaterial verfügen konnte und so, wie er selbst wiederholt bemerkt, verschiedene Fragen nicht lösen konnte.

Nach Correns stehen sie wie bei *Georgia* in Körbchen. Auch nicht ganz richtig ist die Angabe bei Nyman, dass die Brutkörper in den Achseln der Blätter einer Rosette an der Spitze der Pflänzchen stehen und, dass nie Becherbildung vorkommen würde. Nach meinen Beobachtungen ist der gewöhnliche Fall, den man besonders gut an den jungen Pflänzchen beobachten kann, dass die Blätter ganz gewöhnlich auswachsen und, dass dann in den Achseln die Brutkörper stehen. An ganz alten Pflanzen wird dann wirklich eine Rosette gebildet von meist sehr grossen Blättern in deren Achseln dann die Brutkörper stehen. Nun kommt es aber auch sehr oft vor, dass die Blatter allmählich ganz oder fast rudimentär werden und dass der obere Teil des Stämmchens sich stark verflacht und so entsteht dann eine Becherform. Nyman

---

1) Valentine. Supplementary Observations on the Development of the theca. Transact. Linn. Soc. London. XVIII, 1841.

2) Berggren. Om proembryos utveckling och bygnad hos slägtena Diphyscium och Oedipodium. Botaniska Notiser 1873.

3) Nyman. Om Bygnaden och utvecklingen af Oedip. Griff. Upsala 1896.

4) Correns. Vermehrung der Laubmoose. p. 140 ff.

giebt an, dass er die Brutkörper immer ohne Geschlechtsorgane gefunden hat, Berggren fand sie mit Antheridiën zusammen,[1]) Correns auch met Antheridiën und einmal mit Archegoniën.

Ich habe sämmtliche Fälle, welche hier genannt sind, auch finden können. An den jungen Pflänzchen findet man die Brutkörper ohne Geschlechtsorgane. Die jungen Pflänzchen bilden die Brutkörper schon sehr früh, mehrmals habe ich beobachten können, dass, indem erst einige Blätter gebildet waren, diese in den Achseln schon reife Brutkörper hatten. Erst später werden die Geschlechtsorgane tragenden Sprosse gebildet und zwar an der Basis der Brutkörpertragenden. Dann aber kann man die Brutkorper sowohl mit Antheridiën als mit Archegoniën oder in zwitterigen Blüten finden. In meinem Material, das doch von verschiedenen Standorten stammte und in verschiedener Zeit gesammelt worden war, konnte ich fast keine männliche Blüte finden ohne Brutkörper. Dazu kann ich noch bemerken, dass bei den rein männlichen oder rein weiblichen Blüten die Brutkörper immer am Rande der Blüten in den Achseln der Hüllblätter stehen. Bei den zwitterigen dagegen findet man sie zwischen den verschiedenen anderen Organen zerstreut, immer aber mehrere in einer Gruppe zusammen.

Ob nun die Brutkörper für sich allein in einem Becher oder in den Blattachseln stehen oder in den Blüten, immer findet man dazwischen die schon früher beschriebenen Schleimhaare, aber daneben noch andere nicht schleimbildende Haare, die genau so aussehen wie die Paraphysen der weiblichen Blüten. Weil es aber oft vorkommt, dass die Brutkörper auf sehr langen, schmalen, fast haarförmigen Stielen sitzen und sehr oft der später zum Brutkörper

1) nach Schimper: Synopsis Ed. II p. 355 kommen sie sowohl mit Antheridiën als mit Archegoniën gemischt vor.

werdende Zellfaden schon ziemlich lang ist, bevor in der Endzelle die Körperbildung anfängt, ist es nicht ausgeschlossen, dass auch diese Haare später noch zu Brutkörpern auswachsen können.

In vielen Fällen stehen die Brutkörper nicht nur in den Achseln der Blätter, sondern kann man deutlich beobachten, dass sie auch aus dem unteren, durch Verbreiterung der Rippe mehrschichtig gewordenen, Teil entstehen können. Besonders deutlich sieht man diesen Vorgang bei den später zu beschreiben Miniaturpflanzen. Neben den Brutkörpern findet man dann an den unteren Blatteilen auch deutlich Schleimhaare.

Die Brutkörper sind ziemlich flache, linsenförmige Zellkörper. Der Rand besteht immer aus einer Zellenschicht. Die ganze Form variiert von deutlich dreieckig bis fast rundlich. Die Zellen sind nach aussen alle etwas vorgewölbt, die Wände sind ziemlich dick, die Verdickungen sind aber über die ganze Wand gleichmässig verteilt. Auf der Cuticula kann man die gleichen feinen Körner sehen, welche man auch auf den Blättern bemerkt. An den reifen Brutkörpern kann man in normalen Fällen zwei Vegetationspunkte mit zweischneidiger Scheitelzelle beobachten. Meistens sind auch schon, bevor der Brutkörper von seinem Stiel abgelöst wird, einige Segmente gebildet so, dass die Scheitelzellen auf kleinen Vorsprüngen sich befinden. In einigen Fällen habe ich auch statt zwei, drei solcher Vegetationspunkte sehen können. (fig. 19). Wenn zwei da sind, liegen sie, wie auch Berggren und Correns beobachtet haben, ungefähr auf derselben Höhe

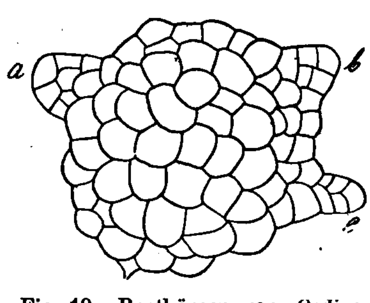


Fig. 19. Brutkörper von *Oedipodium* mit statt zwei, drei Scheitelzellen *a*, *b* und *c*.

in der oberen Hälfte des Brutkörpers. Wenn ein dritter da war, lag er immer im oberen Teil fast dem Stiel gegenüber. Die Stiele sind lang und fadenförmig. Die Zellen haben gerade Wände und sind langgestreckt. Immer kann man einige winzige Chlorophyllkörner in den Zellen finden. Die Membrane sind und bleiben auch nach Abfallen des Körpers farblos. Die Zellen des Brutkörpers haben viele grosse Chlorophyllkörner, besonders viele, aber kleinere, befinden sich in den Vegetationspunkten. Nach Correns lassen sich auch Stärke und Oel nachweisen.

Die Ablösung wird, wie Correns angiebt, durch ein Brachytmema ermöglicht. Wenn der Brutkörper afgefallen ist, endigen die Träger mit einem schmalen Kragen, der Rest des zerrissenen Brachytmema.

Die Entwicklung der Brutkörper ist von Correns genau beschrieben. An diese Beschreibung habe ich im Wesentlichen nichts zu zu fügen. Der Vollständigkeit wegen werde ich sie hier kurz wiederholen. Zunächst entsteht ein meistens ziemlich langer Zellfaden mit quergestellten Scheidenwänden, im Anfange sind die Zellen noch kurz, sie können sich im unteren Teil aber nachträglich strecken. Die Endzelle des Fadens schwillt nun auf und wird so zur Brutkörperanlage. (fig. 20.) Die Angabe von Correns, dass nun in der ersten Anlage schon Unterschied zwischen *Oedipodium* und *Georgia* auftritt, kann ich bestätigen. Die Anlage teilt sich erst der Länge nach und dann durch eine Quer-

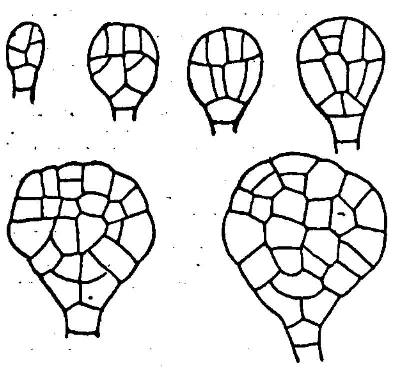


Fig. 20. Verschiedene Entwicklungsstadiën der Brutkörper von *Oedipodium*.

wand so, dass vier Quadranten entstehen, während bei *Georgia* im Anfange fast immer eine deutliche zweischneidige Scheitelzelle auftritt. In den Quadranten finden nun auf gewöhnliche Weise die weiteren Teilungen statt.

Die beiden Vegetationspunkte werden erst später angelegt. In den meisten Fällen war der Brutkörper schon in den mittleren Teilen mehrschichtig und war die ursprüngliche Zellenanordnung schon verloren gegangen, bevor die Scheitelzellen sich entwickelten. Oft selbst waren die Körper der Grösse nach, schon vollkommen entwickelt, während die Zellen der äusseren Schicht einander noch vollkommen gleich waren. Wenn sie aber frühzeitig angelegt werden ist es, wie auch Correns angiebt, die Regel, dass sie in den zwei unteren Quadranten entstehen. Correns fand unter allen von ihm beobachteten Entwicklungsstadiën nur eines, wo der eine Vegetationspunkt in einem oberen Quadranten gebildet war. Da aber am reifen Brutkörper die Scheitelzellen immer über der halben Höhe liegen, muss das Wachstum in den beiden unteren Quadranten grösser sein als in den oberen.

Die unter der Endzelle gelegene Zelle teilt sich meistens noch einmal durch eine Querwand, die obere dieser beiden Zellen kann man als Hypophyse oder Stielzelle am Brutkörper finden, die untere wird entweder direct oder nachdem sie sich noch einmal quer geteilt hat, zur Trennungszelle.

Am reifen Brutkörper kann man keine Rhizoidinitialen finden. Auch durch Plasmolyse sind sie nicht zu unterscheiden. Erst, wenn die Keimung schon angefangen hat, kann man sie bemerken. Sie sind dann etwas vorgewölbt und sind vollgestopft mit kleinen Chloroplasten. Besonders durch diese letztere Eigenschaft sind sie deutlich zu erkennen. Meistens befinden sich diese Initialen in der Randschicht, nur verhältnissmassig wenig auf den breiten Flächen des Körpers. Sehr viele dieser Initialen bleiben in diesem

Stadium stehen. Besonders in der Nähe der Vegetationspunkte wachsen die meisten aus, aber auch kommt es, wie auch Berggren schon fand, mehrmals vor, dass sie besonders am unteren Teil des Brutkörpers auswachsen.

In normalen Fällen wachsen nun die beiden Scheitelzellen direct zu Protonemablättern aus. Wenn 3 anwesend sind, meistens nur zwei (fig. 21). Auch in den auf diese

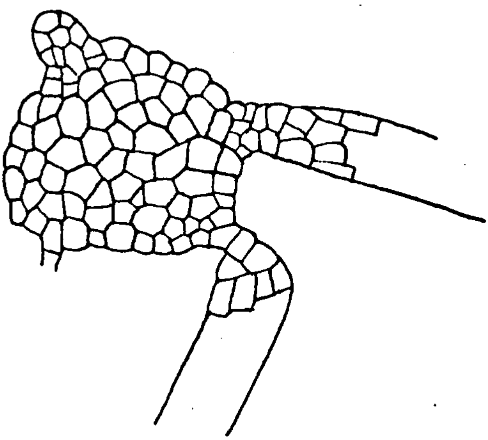


Fig. 21. Brutkörper mit drei Scheitelzellen, zwei dieser sind zu Protonemablättern ausgewachsen.

Weise gebildeten Protonemablättern wird die Scheitelzelle, meistens sehr bald, aufgeteilt. Die jungen Protonemablätter biegen sich bald aufwärts und wachsen dann senkrecht in die Höhe. Es kommt auch hier öfters vor, dass sich die Protonemablätter verzweigen oder durch Ausbuchtungen unregelmässig werden.

De Angabe von Nyman, dass die Brutkörper bei der Keimung erst einen Zellenfaden bilden, ist sicher nicht richtig. Bei normalen Keimungsverhältnissen habe ich es nie beobachten können.

Öfters kommt es aber vor, dass die Scheitelzelle, nachdem

einige Segmente sich entwickelt haben, ihr Wachstum einstellt und, dass dann entweder aus einer Zelle der so gebildeten Protonemablattanlage (fig. 22) oder neben

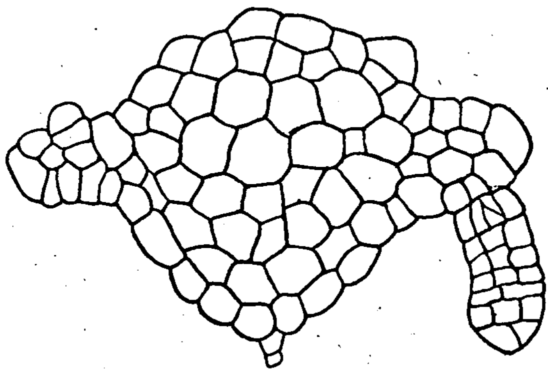


Fig. 22. Brutkörper von *Oedipodium*. Die ursprünglichen Scheitelzellen haben ihr Wachstum eingestellt. Aus Zellen der Protonemablattanlage entwickeln sich neue Protonemablätter.

dem Vegetationspunkt aus einer Zelle des Brutkörpers (fig. 23*a*) sich eine neue Anlage bildet, die dann normal weiter wächst. Wenn dann, wie es auch öfters vorkommt, die ursprüngliche Anlage auch weiter wächst, und mehrere Zellen des Brutkörpers, in der Nähe der ursprünglichen Anlage gelegen, zu Protonemablättern auswachsen, kann an der Stelle, wo in normalen Fällen das eine Protonemablatt sich befindet, ein ganzer Büschel von diesen Organen zusammengehäuft sein.

An diesen Protonemablättern wird nun meistens auf die früher beschriebene Weise die junge Knospe angelegt, es kommt aber sehr oft vor, dass das Protonemablatt sehr klein bleibt und, dass fast direct nach der Keimung die Knospenanlage sich entwickelt so, dass es fast aussieht, alsob die junge Stammknospe dem Brutkörper direct aufsitzt. (fig. 23*b*). Weil es nun auch vielmals vorkommt,

dass diese jungen Anlagen schon nach Bildung von zwei oder drei Blättern, wenn diese noch ganz klein sind, zur

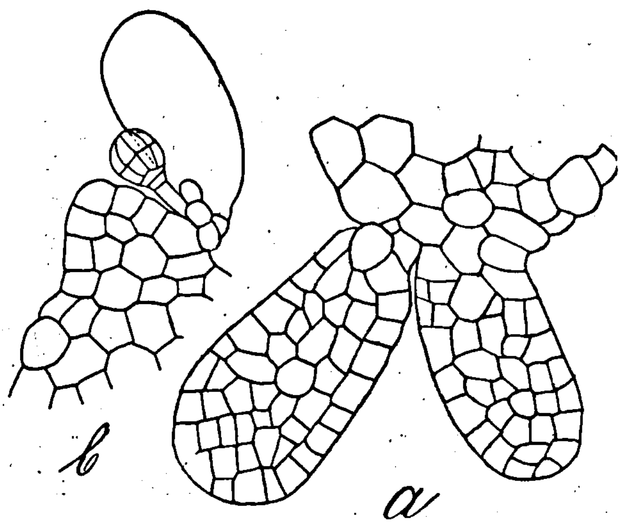


Fig. 23. *a.* Ein Brutkörper wo neben der alten Scheitelzelle sich noch eine Zelle des Brutkörpers zum Protonemablatt entwickelt hat.
b. Eine junge Knospe, welche direct zur Bildung von Brutkörpern fortgeschritten ist.

Brutkörperbildung schreiten, hat man also alle Übergänge zwischen normalen Pflanzen und dem schon von Correns erwähnten Fall, dass es aussieht, alsob die neuen Brutkörper fast direct aus dem alten Körper hervorkommen.

Dass die Brutkörper sehr reich an Reservestoffen sein müssen, geht daraus hervor, dass sie in destilliertem Wasser ausgezeichnet keimen, normale Protonemablätter bilden und in vielen Fällen es selbst zur Knospenbildung bringen.

Auch im Dunkeln können die Brutkörper noch sehr gut keimen, allerdings meist auf abnormale Weise. In den meisten Fällen wächst dann nur eine Scheitelzelle aus und zwar in der Regel nicht zu einem Protonemablatt,

sondern zu einem langen Faden mit schief gestellten Wänden. Die Protonemablätter, so weit sie gebildet wurden, waren sehr lang und schmal, führten aber noch ziemlich viel Chlorophyll.

Im Zusammenhang mit anderen Versuchen habe ich die Brutkörper auch in Nährlösungen von verschiedener Zusammensetzung ausgesät. Hierbei wurde gefunden, dass die Keimung am schnellsten erfolgte, wenn ich eine vollständige Nährlösung ohne Calcium benutzte. In vollständiger Nährlösung blieben die Brutkörper selbst hinter denen in destilliertem Wasser im Anfang bedeutend zurück.

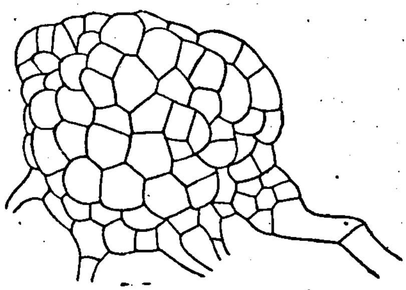


Fig. 24. Ein Brutkörper aus der Dunkel-Kultur. Hier ist die Scheitelzelle nicht zum Protonemablatt geworden, sondern hat sich als Rhizoid weiter entwickelt. Ausserdem haben mehrere der Brutkörperzellen Rhizoide gebildet.

In Lösungen ohne Stickstoff aber mit Calcium kamen die Brutkörper fast nicht über die ersten Keimungsstadiën hinaus, nahm ich aber eine Lösung ohne Stickstoff und ohne Calcium, so keimten sämtliche Brutkörper und bildeten sehr kleine Protonemablätter entweder aus der Scheitelzelle oder daneben. Allerdings entstanden an diesen immer nur Miniaturpflanzen. Diese brachten es in der Regel nicht weiter als zur Bildung einer Stammscheitelzelle mit einigen Segmenten. Aus dem ersten Segment wuchs dann ein Blatt hervor, dass meistens von den Protonemablättern kaum zu unterscheiden war. Aus den anderen Segmenten wuchsen meistens höchstens ganz rudimentäre Blätter oder Schleimhaare hervor. In der Achsel des einzigen Blattes nun entstanden schon sehr bald einige Brutkörper, die aber meistens abnormal gebildet waren. Jedenfalls

geht doch hieraus hervor, dass Calcium auf das Keimen dieser Brutkörper einen hemmenden Einfluss hat, auch vertragen Kulturen von *Oedipodium* genau so wenig wie die von *Georgia*, ein Begiessen mit dem stark Calciumhaltigen Münchener Leitungswasser. Versuche, die Brutkörper sowohl von *Oedipodium* wie von *Georgia* in diesem Wasser keimen zu lassen, fielen denn auch vollkommen negativ aus.

In seiner Uebersicht stellt Correns *Oedipodium* neben *Georgia* zu den Moosen deren Brutkörper auf Protonema zurück zu führen seien, aber er tut dies in beiden Fällen mit einer bestimmten Reserve, da er seine alte Auffassung die Brutkörper seien umgebildete Keulenhaare oder Paraphysen nicht verlässt.

Er betrachtet die Körbchen von *Georgia* und von *Oedipodium* als völlig homolog, und zwar als metamorphosierte Blüten, das von *Oedipodium* aber als eine Vorstufe des bei *Georgia* vorhandenen, indem sich bei *Oedipodium* noch sehr oft, wenn auch nicht immer (wie aus Nyman's und meinen eigenen Angaben hervorgeht) Geschlechtsorgane ausbilden, die bei *Georgia* mit einigen wenigen Ausnahmen ganz fehlen. Dem entspreche auch, dass bei *Oedipodium* die zu den Brutkörpern gehörenden Blätter noch nicht so regelmässig als, was Correns Hülle nennt, ausgebildet sind.

Bei der Besprechung von *Georgia* werde ich die Auffassung von Correns etwas ausführlicher behandeln. Hier sei nur erwähnt, dass er anführt, dass man im Grunde doch vielleicht, wenn auch indirect, die Keulenhaare und Paraphysen auf Protonema zurückführen kann. Dies kann man nun aber nach meiner Meinung ohne Zweifel tun. Selbst wenn die Paraphysen teilweise eine ganz andere Form annehmen, kann man wie bei *Oedipodium* deutlich ist, Übergänge finden. Wir finden bei *Oedipodium* alle Übergänge von den keulen-

förmigen aus kurzen, rundlichen, dickwandigen Zellen bestehenden Paraphysen der männlichen Blüten bis an die haarförmigen der weiblichen. Ich fasse sowohl die Keulenhaare wie Paraphysen und Schleimhaare auf als Protonemafäden von beschränktem Wachstum. Wenn man nun sieht, wie die Brutkörper bei *Oedipodium* sich aus Fäden entwickeln, die oft vor Bildung der Brutkörper so weit auswachsen können, dass sie den haarförmigen Paraphysen vollkommen ähnlich sind (und also auch was die Form anbelangt den Schleimhaaren mit mehreren Schleimzellen), weiter wie Schleimhaare und Brutkörper immer zusammen stehen, dann muss man doch zu dem Schlusse kommen, dass diese Brutkörper genau so wie die Paraphysen und Schleimhaare auf Protonemafäden zurückgeführt werden müssen.

Ich glaube aber nicht, dass man die Brutkörper mit Correns ausschliesslich vom stammbürtigen Protonema ableiten kann. Sie stehen immer in den Blattachseln oder vielmehr auf dem unteren Blatteil und gehen oft mit den Schleimhaaren ziemlich weit auf den unteren mehrschichtigen Teil hinauf. Ich führe also in diesen Fällen die Organe auf blattbürtiges Protonema zurück. Nun kommt es aber vor, dass die Brutkörper und Schleimhaare ohne Blätter zwischen den Geschlechtsorganen stehen. Wie ich aber früher schon gesagt habe, fasse ich die zwitterigen Blüten, denn um diese handelt es sich nur, weil bei den rein männlichen oder weiblichen Blüten die Brutkörper immer nur in den Achseln der Hüllblätter stehen, auf als Komplexe von reducierten Sprossen, wobei auch die ursprünglich an der Hauptachse stehenden Blätter ganz oder fast ganz reduciert sind. Nun kommt es sehr oft vor, dass um die zwitterigen Blütenstände dicht gedrängt, neben einander Blätter mit Brutkörpern in den Achseln stehen, welche Blätter dann öfters nach der Blüte zu kleiner werden. So entsteht der Kranz von Brutkörpern der fast immer um

die Blüten steht. Die Brutkörper und Schleimhaare, die man in Gruppen zwischen den Geschlechtsorganen findet, führe ich auf die reducierten Blätter des Hauptsprosses zurück. Nach meiner Meinung sind also die Brutkörper und die dazwischen stehenden Schleimhaare homolog und zurückzuführen auf Protonemafäden welche aus dem Blattgrunde oder aus den reducierten Blattanlagen entstehen.

In den Fällen, wo die Brutkörper allein in einem Becher stehen, kann man auf dem Querschnitt sehen, dass nach der Mitte die Blätter mehr reduciert werden und dass schliesslich die jüngsten Segmente ganz zur Bildung der Brutkörper aufgeteilt werden. Dann wird auch der ursprünglich zur Stammbildung bestimmte Teil ganz oder teilweise mit bei der Brutkörperbildung in Anspruch genommen und entstehen dann hier auch Brutkörper, welche auf stammbürtiges Protonema zurück zu führen sind. Ähnliches werden wir sehen bij *Georgia* und besonders bei *Aulacomnium androgynum*.

BRUTORGANE BEI ANDEREN SPLACHNACEEN.

In der Litteratur findet man Brutkörper erwähnt bei *Tayloria*-Arten und Brutknöllchen bei *Splachnum*. Die Brutkörper der *Tayloriën* sind von Correns ausführlich für T. *serrata* beschrieben. Sie entstehen dort am Rhizoidenfilz der Stämmchen. Sie sind länglich spindelförmige, gerade oder mehr oder weniger gekrümmte spitze Zellfäden und bestehen aus 4—8 Gliedern. In der Mitte sind sie am breitesten, nach oben zu nimmt die Dicke rasch ab. Die Wände stehen quer, Längswände habe auch ich nicht beobachten können. Die Wände sind goldgelb bis gelbbraun, nach oben zu wird die Farbe heller. Die Ablösung findet statt durch ein sehr flaches Brachytmema, dessen Reste man meistens an den abgefallenen Brutkörpern sehen kann. Versuche, die mir zur Verfügung stehenden alten von Herbarmaterial stammenden Brutkörper, keimen zu lassen sind leider

negativ ausgefallen so, dass die Frage, wie und ob die Körper keimen, noch unentschieden bleiben muss. Ganz ähnliche Brutkörper wie *T. serrata* hat auch *T. acuminata*.

Bei *T. Moritziana* entstehen aus der Epidermis des Stämmchens in der Nähe der Blattachsel dichte Büschel von Protonemafäden mit sehr wenig Chlorophyllkörnern und langen schmalen Zellen. In den meisten Fällen sind diese Fäden unverzweigt. Am Ende dieser Fäden werden nun eigentümliche Brutkörper (fig. 25) gebildet. Sie sind ziemlich lang und spindelförmig und bestehen aus 3—6 Zellen. Diese Zellen haben farblose dicke Wände, auch die geraden Querwände sind sehr verdickt. Die Zellen sind auch dicht mit Stärkereichem Inhalt gefüllt. In der Mitte sind die Körper am breitesten. Die gewöhnliche Form ist, dass sie aus vier Zellen bestehen, die beiden unteren sind nicht viel kürzer als die des Trägers, nach oben zu werden die Zellen bedeutend kürzer. Die obere Zelle ist meistens abgestumpft. An der unteren Zelle kann man meistens einen Teil der zerrissenen oberen Zelle des Trägers bemerken, diese Zelle weicht aber weder in Grösse noch in Dicke der Wände von den übrigen Trägerzellen ab. Oft kommt es vor, dass die obere Zelle ausgewachsen ist zu einigen dünnwandigeren schmäleren längeren Zellen, wahrscheinlich sind dies Keimungsstadien. Auch kommt es öfters vor, dass der Brutkörper ohne von dem Träger abgelöst zu werden, als Protonemafaden wieder weiterwächst. In einzelnen Fällen konnte ich Körper finden, bei welchen die mittlere

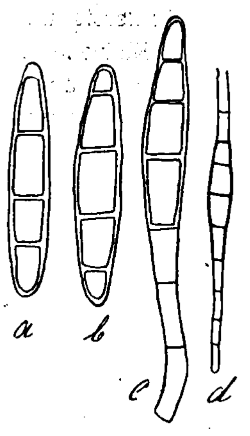


Fig. 25. Brutorgane von *Tayloria Moritziana*. *a* und *b* vom Stiele abgelöst, *c* gestielt, *d* am Stiele sitzend, die obere Zelle wieder zum Protonemafaden ausgewachsen.

Zelle die normale Grösse hat, aber wo dann nach beiden Seiten die Grösse der Zellen abnimmt und die Körper also an den beiden Enden eine abgerundete kleine Zelle haben.

Auch in der Gattung *Splachnobryum* kommen solche auf Protonemafäden zurückzuführende Brutkörper vor. Am deutlichsten ist das bei *S. Geheebi*. Die Brutkörper sind auch hier 4—6 zellige, spindelförmige Körper. Die Zellen sind dünnwandig, verhältnissmässig breit und kurz. Die Endzelle ist entweder abgerundet oder stumpf zugespitzt. Die Wände stehen nahezu quer. Auch bei diesen Körpern liegt die grösste Breite in der Mitte. Auch findet man immer an den abgelösten Brutkörpern einen kleinen Kragen, den Rest des zerrissenen Tmema's. Weiter konnte ich Stärke in den Zellen, welche viel Inhalt führen, nachweisen. Im Allgemeinen haben sie also viel Übereinstimmung mit den Brutkörpern von *Tayloria serrata*, nur dass hier die Wände immer farblos sind und dass sie hier an anderer Stelle gebildet werden. Die Körper sitzen auf meistens kurzen, aus 2—4 langen, schmalen Zellen bestehenden Fäden mit geraden Wänden und, so weit das Material beurteilen lässt, wenig Chlorophyll. Ausnahmsweise kommen längere Träger vor. Die Endzelle ist sehr flach und wird bei der Ablösung immer zerrissen so, dass die Endzelle des Trägers nachher einen kleinen

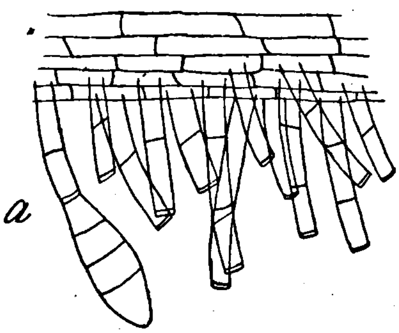


Fig. 26. Brutorgane von *Splachnobryum Geheebi*, bei *a* ein noch am Stiel fest sitzender Körper, an den anderen Stielen sind die Krägen, die Reste der Trennungszellen, noch sichtbar.

Kragen trägt.[1]) Diese Körper entstehen nun in grosser Zahl aus den Epidermiszellen der Stämmchen. Sie können dabei über die ganze Oberfläche verteilt sein, meistens aber stehen sie in langgestreckten Gruppen. Dem oberen Teil der Stämmchen fehlen sie. Im Allgemeinen kann man sagen, dass der Teil, an welchem die Archegonien, die wie gesagt bei dieser Art einzeln stehen, sich befinden und der Teil, wo die Körper auswachsen, zwar aneinander grenzen, aber sich doch fast ausschliessen. Immerhin kommt es vor, dass zwischen den Brutkörperträgern auch kurz gestielte Archegonien stehen.

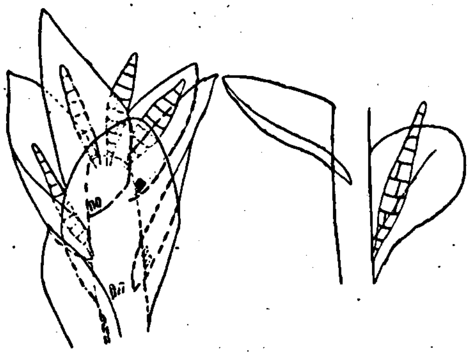


Fig. 27. Brutkörper von *Splachnobryum erosulum*.

Bei *Splachnobryum erosulum* kommen Brutkörper vor in den Blattachseln des oberen Teils der Stämmchen. In den meisten Fällen stehen sie einzeln oder zu zwei. An den Spitzen der Stämmchen stehen sie oft in grösserer Zahl, ohne dass sich noch Blätter dazwischen entwickeln, zusammen. Die Körper sitzen auf sehr kurzen einzelligen Stielen. Sie sind kolbenförmig, die unteren Zellen sind noch schmal, bald aber werden sie ziemlich breit um dann wieder allmählich schmäler zu werden. Die drei bis

1) Wir haben es hier also mit einem echten Brachytmema im Sinne Correns' zu tun.

vier oberen Zellen sind sehr klein und schmal. Die Endzelle ist abgerundet. Die Wände sind nicht verdickt und mit Ausnahme der Endzelle gelbbraun. Die Endzelle ist farblos. Hier und da kommen auch Längswände vor in dem breiten Teil.

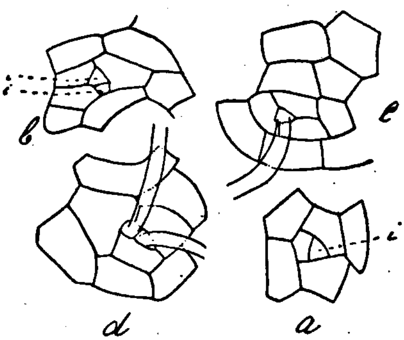


Fig. 28. Brutknöllchen von *Tayloria Dubyi*. Teile der Oberfläche, teils mit noch nicht, teils mit schon ausgewachsenen Rhizoidinitialen.
a. mit 1 Rhizoidinitiale. *b.* mit 2 nebeneinander. *c.* 1 Rhizoidinitiale ausgewachsen. *d.* 2 nebeneinander gelegene Initialen ausgewachsen.

Tayloria Dubyi ist im Besitze von Brutknöllchen (fig. 28), welche denen von *Bryum erythrocarpum* in vieler Hinsicht gleichen. Sie entstehen an den aus den Stämmchen entspringenden Rhizoiden und sind immer ganz kurz gestielt. Immer stehen sie vereinzelt. Die Knöllchen bestehen aus grossen unregelmässig sechseckigen Zellen, die nach aussen zu meistens ziemlich stark gewölbt sind. Die Wände sind dunkelbraun gefärbt. Die Form der ausgewachsenen Knöllchen kann auch hier sehr unregelmässig werden durch grosse Vorsprünge und Wülste. Was Inhalt anbetrifft sind die Knöllchen meist fast ganz mit Oel gefüllt.

An den Brutknöllchen kann man nun an mehreren Stellen zwischen den grossen Zellen auch noch kleinere bemerken. Meistens liegt nur eine solche zwischen drei bis vier grösseren. Es kommt aber oft vor, dass mehrere (bis drei) zusammen liegen, dann hat meistens eine eine annäherend dreieckige Gestalt und macht die ganze Gruppe den Eindruck einer Scheitelzelle mit einigen Segmenten. (Nebenzellen nach Correns.)

Obgleich mein Material schon einige Jahre alt war, versuchte ich die Knöllchen keimen zu lassen und zwar auf Torf und in einer gewöhnlichen vollständigen Nährlösung. In beiden Fällen fing die Keimung schon nach einigen Tagen an. Sehr auffallend war, dass die dreieckigen kleinen Zellen und auch oft eine der Nebenzellen ihre dunkele Farbe verloren und sehr hell wurden. Bald wuchsen nun aus diesen Zellen Rhizoiden aus. In beiden Kulturen aber besonders auf Torf waren die Wände gelblich. Auf Torf wurden die Rhizoiden meistens nicht sehr lang und wurden bald junge Pflänzchen angelegt.

In Nährlösung wuchsen sehr lange Rhizoiden aus, die wenige, längliche, kleine Chloroplaste führten. Die langen Rhizoiden bilden aus fast jeder Zelle einen kürzeren oder längeren Protonemafaden und zwar immer aus dem Ende der Zelle, das nach der Spitze der Fäden gerichtet war. In kurzer Zeit hatte sich aus jedem Knöllchen ein reich verzweigtes System von Rhizoiden und Protonema gebildet. An den Rhizoiden wurden weiter auf ganz gewöhnliche Weise junge Knospen angelegt. Nur kam es öfters vor, dass so eine Knospenanlage sich bis zu einem kleinen Zellkörper entwickelte und, dass dann eine der Zellen, gewöhnlich die obere, einfach wieder als Protonemafaden weiterwuchs. Da ich keine Entwicklungsstadien der Knöllchen habe finden können, kann ich nicht entscheiden, ob man diese Gebilde als wirkliche Wurzelknöllchen auffassen muss oder wie bei *Bryum erythrocarpum* als Mittelbildungen zwischen Stämmchen und Wurzelknöllchen, wobei dann die Initialen aus ruhenden Astanlagen hervorgegangen sind.

Die Wurzelknöllchen, die Schimper in Bryol. europ. Vol. III für *Splachnum sphaericum* und *ampullaceum* angiebt, hat Correns auf Seite 333 unter den fraglichen Fällen angeführt. Auch ich habe bei *Splachnum*-Arten bis jetzt keine Wurzelknöllchen gefunden.

Die hier erwähnten Brutorgane sind also, mit Ausnahme

von den Brutknöllchen bei *Tayloria Dubyi*, von welchen ich durch das Fehlen der Entwicklungsstadien nichts über die Deutung mit Sicherheit sagen kann, auf umgebildete Protonemafäden zurückzuführen.

GEORGIA PELLUCIDA.[1])

Wie bekannt werden hier die Brutkörper in Körbchen an der Spitze der Stämmchen gebildet. In der Mitte der Körbchen sind die Blätter sehr oder ganz reduciert, mehr nach aussen werden sie grösser. Man kann nun bei *Georgia* zwei Typen unterscheiden, ein mit grossen Körbchen und grossen, breiten, in der Mitte ausgebuchteten Hüllblättern und mit Stämmchen, die bis am Körbchen normal beblättert sind, und ein mit ziemlich langen, Pseudopodienähnlichen wenig beblätterten Sprossen, die Blätter werden dann auch nach oben zu allmählig kleiner ;der Brutkörperbecher hat dann fast kugelige Form, die Hüllblätter sind dann oft so klein, dass man sie erst bei aufmerksamem Zusehen, unter den Brutkörpern fast verborgen, bemerken kann. Es kann so weit gehen, dass die ganzen Pflänzchen beinahe ein Aussehen bekommen wie *Aulacomnium androgynum*, wenn hier die Pseudopodien noch wenig ausgewachsen sind. Das Auftreten dieser beiden Formen hängt sicher nicht von Licht oder Feuchtigkeit ab. Sowohl an den natürlichen Standorten, wie in meinen Kulturen habe ich beide Formen in denselben Rasen neben einander gefunden. Vielleicht gehören die grossen Körbchen zu älteren Pflanzen, vielleicht hängt es mit der Bildung der Geschlechtsorgane zusammen, jedenfalls waren die Körb-

---

1) Wichtigste Litteratur: Schimper. Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. — Berggren. Jakttagelser öfver mossornas könlosa fortplanting. Lunds Univ. Arsskrift. 1864 — id. Studies öfver mossornas bygnad och utveckling. II Tetraphideae Lunds Univ. Arsskrift 1870. — Correns. Berichte D. Bot. Ges. XIII — Goebel. Organographie p. 361. Correns. Vermehrung der Laubmoose p. 191. ff.

chen, die auch Geschlechtsorgane führten, gross und mit grossen Hüllblättern versehen. Bevor ich nun mit der Entwicklung und der Deutung der Brutkörper anfange, möchte ich noch ganz kurz die alten Auffassungen dieser Gebilde besprechen.

Hauptsächlich durch die äusserliche Übereinstimmung der Brutkörperbecherchen mit männlichen Blüten wurde Schimper [1]) zu der Vermutung veranlasst, es handle sich bei den Brutknospenbechern um „Vergrünungen von männlichen Blüten". Auch Correns hielt sich in seiner ersten Arbeit [2]) noch einigermassen an dieser Auffassung, indem er die Körbchen betrachtet als eine männliche Blüte, deren Antheridien weggefallen sind und deren Paraphysen zu Brutkörpern geworden sind. Goebel [3]) sagt mit Recht, dass die Übereinstimmung mit männlichen Blüten eine rein äusserliche ist und fasst die Brutkörper auf als eigenartige Protonemabildungen einigermassen den Protonemablättern ähnlich. U. a. war er dazu geleitet dadurch, dass Correns bei den sogenannten Protonemabäumchen (eigentümliche Protonemabildungen, welche reich verzweigt sind und an den Spitzen der Zweige Schleimhaare und Brutkörper bilden) das Vorkommen von Brutkörpern erwähnte und er bemerkt dazu „Wie sollten aber Paraphysen auf das Protonema kommen". In seiner letzten Arbeit [4]) bemerkt Correns hierzu, dass er die Brutkörper nur an den Bäumchen, meist in Büscheln, nicht an den Fäden gesehen hat und dass er die Baümchen wie die Protonemablätter als Mittelbildung zwischen Protonema und den beblätterten Pflänzchen auffasst. Die Brutkörper tragenden Aeste der Baümchen sind durch die Ausbildung von Keulenhaaren noch sprossähnlicher als die übrigen. Die von ihm in

1) Schimper. Rech. anat. et morph. sur les Mousses und Bryologia Europaea Vol. III.
2) Correns. Berichte D. Bot. Ges. Bd. XIII.
3) Organographie p. 361.
4) Vermehrung der Laubmoose.

seiner ersten Arbeit abgebildeten Zwergpflanzen betrachtet er als eine Annäherung zu diesem äusserst reduzierten Stadium. (Die von mir abgebildeten reducierten Pflanzen fig. 37 und 38 kann man ganz gut betrachten als Übergänge zwischen solchen noch mit einigen Blättern, wenn auch oft reduzierten, versehenen Zwergpflänzchen und den Protonemabäumchen). Als Stütze für die Auffassung der Brutkörperbecher als modifizierte Blüten erwähnt Correns das Verhalten von *Oedipodium*, wo die Brutkörper fur sich allein oder mit Geschlechtsorganen zusammen vorkommen können. Er kann sich nun ganz gut vorstellen, dass die aus Paraphysen entstandenen Brutkörper, die zuerst wie bei *Oedipodium* neben Sexualorganen ausgebildet worden waren, selbst bei einer Rückbildung des Stämmchens zu einem Bäumchen erhalten bleiben können.

Es war Correns auch schon aufgefallen, dass die Brutkörper in der Stellung mit den Keulenhaaren übereinstimmten und er hat dann auch die Meinung geäussert, dass sie vielleicht modifizierte Keulenhaare seien.

Nun fand er aber in den Achseln der unteren Hüllblätter der Körbchen Gebilde „die zwischen den Brutkörpern und den Protonemablättern oder den gewöhnlichen Blättern zu vermitteln schienen", Gebilde mit langen einzellreihigen Stielen, welche statt Brutkörper aber eine kleine, einschichtige oder in der Mitte mehrschichtige Lamina und keine Trennzelle besitzen. Der Stiel kann auch aus zwei Reihen bestehen oder noch breiter sein. Er bemerkt hierzu: Derartige Gebilde erinnern ganz an Paraphyllien, welche bei *Tetraphis* aber nicht vorkommen. Auch an den Protonemablättern erinnern sie und da sie, sagt er, an beiden Rhizoidinitialen vorkommen, so könnte man wegen dieser Gebilde, nicht wegen des Auftretens an den Bäumchen die Brutkörper von Protonema herleiten, wenn nicht, wie er noch dazu bemerkt, die auffällige Übereinstimmung mit den Keulenhaaren in der Stellung und die

Beschränkung der Brutkörperbildung auf die Körbchen da wären und diese ihrerseits wieder den sicher aus Blüten hervorgehenden Körbchen bei *Oedipodium* so ähnlich wären.

Zur Zeit sieht Correns keinen Ausweg, er führt *Georgia* als Art mit Protonemabrutkörpern auf, weil damit nicht viel verfehlt sein kann. Denn das Protonema war, wenn auch vielleicht nicht das directe Ausgangsmaterial für den phylogenetischen Entwicklungsprozess der Brutkörper, so doch das indirekte, weil die Keulenhaare und Paraphysen sich doch wohl auch aus Protonema gebildet haben.

So weit die älteren Auffassungen. Es ist auch mir wie Correns gelungen einige Male die Brutkörper zusammen mit Geschlechtsorganen zu finden. Nebenstehende Figur zeigt einen Querschnitt durch ein solches Körbchen. Eine bestimmte Anordnung lässt sich allerdings nicht daraus schliessen. Die Archegonien stehen in einer Gruppe, die Brutkörper auch, mit einigen Ausnahmen; einige stehen nämlich zwischen den Archegonien. Dazwischen sieht man die durchgeschnittenen Paraphysen und Brutkörperstiele. Leider ist mir der den Vegetationspunkt enthaltende Schnitt verloren gegangen so, dass ich über das Verhalten zu den Segmenten in diesem Falle nichts sagen kann.

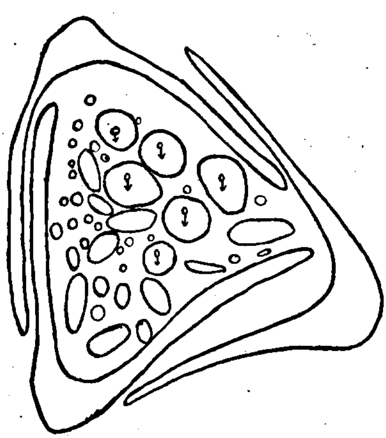


Fig. 29. Querschnitt durch ein Brutkörperbecherchen von *Georgia pellucida* mit Brutkörpern und Archegonien (♀). Dawischen durchgeschnittene Haare und Brutkörperstiele.

Wie die Brutkörper entstehen, kann man am Besten

sehen an einem Querschnitt durch ein nur Brutkörper enthaltendes Körbchen. Auf Schnitten höher als der Vegetationspunkt sieht man die Brutkörper überall zwischen den Blättern stehen, dichtgedrängt und zusammen mit Schleimhaaren, wie auf einem Längsschnitt deutlich ist. Wenn man einen Schnitt untersucht durch den Vegetationspunkt kann man wahrnehmen, dass die Brutkörper und Schleimhaare ihren Ursprung nehmen aus den Zellen, des nach der Scheitelzelle gekehrten Teils der Segmente. Aus fast jeder Zelle dieses Teils können schon an den jüngsten Anlagen die Brutkörper und Schleimhaare auswachsen. Es scheint, dass an älteren Körbchen auch die allerjüngsten Blattanlagen ganz aufgeteilt werden. Man kann also hieraus schliessen, dass Brutkörper und Schleimhaare dieselbe Entstehungsweise haben und dass beide ursprünglich auf Protonemafäden zurückzuführen sind, welche Fäden dann der Hauptsache nach, aus dem oberen Teil der Segmente entstehen. Auch die Tatsache, dass die erste Anlage der Brutkörper einen Faden bildet, der aus einigen kurzen Zellen besteht, die sich später strecken können, und an dem dann die obere Zelle zur Brutkörperbildung schreitet, spricht für diese Auffassung. So weit haben wir also Übereinstimmung mit *Oedipodium*. Ein Unterschied mit *Oedipodium* tut sich aber bei den ersten Teilungen in der oberen Zelle der Brutkörperanlage hervor. In normalen Fällen wird nämlich bei *Georgia* eine zweischneidige Scheitelzelle gebildet. Aber schon aus den Figuren von Correns geht hervor, dass es auch vorkommt, dass wie bei *Oedipodium* eine Teilung in Quadranten und die sonstigen zu dieser gehörenden normalen Teilungen statt finden können, so dass auch hierin nicht, wie es im Anfang scheint, ein prinzipieller Unterschied liegt.

Nun ist aber noch eine wichtige Frage, wie man die Gebilde, welche Correns auffasst als Uebergänge zwischen Brutkörpern und Blättern oder Protonemablättern, auffassen

muss. Auch ich habe mehrmals zwischen den äusseren Hüllblättern solche Gebilde gefunden. Wie Correns fand ich oft solche die den Brutkörpern in Form sehr ähnlich jedoch einschichtig waren und auf einzellreihigen Stielen standen aber keine Trennzelle hatten. Dann aber auch Gebilde, wo die oberen Stielzellen nicht mehr langgestreckt und dünnwandig waren, sondern kurz und mit genau so gut verdickten Wänden wie sonst die Brutkörper haben (fig. 30*b*) und auch genau so chlorophyllreich, während sonst die Stielzellen keine oder nur sehr wenige, winzige Chlorophyllkörner führen. Weiter giebt es solche, bei welchen der obere Teil des Stieles aus zwei oder mehreren Zellenreihen besteht. Der Übergang zwischen Stiel und oberem Teil war dann ein sehr allmähliger. Initialen habe ich hier nicht finden können. Dann fand ich auch wie Correns solche deren Stiel noch viel breiter war als bei den zuletztgenannten, so dass die Gebilde sehr an Paraphyllien erinnern.

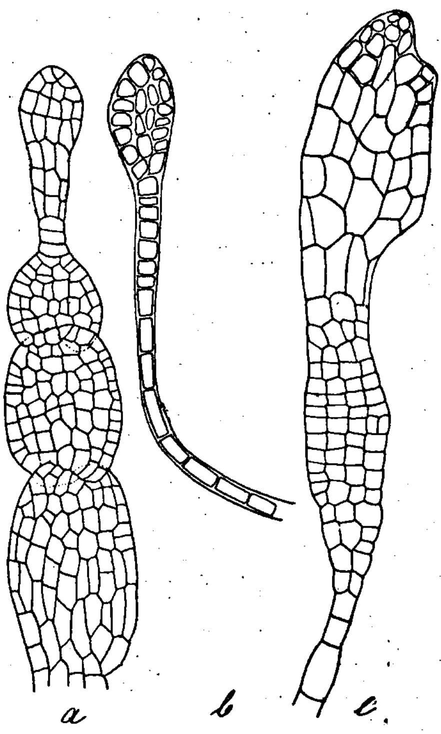


Fig. 30. Gebilde zwischen den Hüllblättern der Brutkörperbecher von *Georgia* von Correns früher als Uebergangsbildungen zwischen Blättern und Brutkörpern gedeutet.

Weiter konnte ich einige Male beobachten, dass auf einem chlorophyllarmen Stiel sich ein, aus in regelmässigen Reihen angeordneten, annähernd rechteckigen Zellen bestehender Teil befand. Diese Zellen waren offenbar durch die Teilungen einer einschneidigen Scheitelzelle entstanden und haben auch etwas mehr Chlorophyll; dann folgte ein Teil aus grossen unregelmässigen unten noch dünnwandigen Zellen bestehend (fig. 30*c*), indem nach oben zu die Zellen mehr verdickte Wände haben, und die Spitze tatsächlich aus Zellen besteht, die genau so chlorophyllreich sind und genau so verdickte Wände haben, wie die der Brutkörper. Der Stiel kann nun auch mehrzellreihig werden, der aus in Reihen geordneten Zellen bestehende Teil grösser und dann kann der ganze obere Teil aus Zellen bestehen, die was Chlorophyll und Verdickungen betrifft, den Brutkörperzellen ungefähr gleich sind. Daneben fand ich dann noch höchst eigentümliche, aus verschiedenen Teilen zusammengestellte Gebilde (fig. 30*a*). Man kann 4 Teile unterscheiden, die drei unteren stehen schief auf einander und sind nur durch einige wenige Zellen an einander befestigt. Darauf folgen einige kurze breite Zellen und dann wieder ein Teil mit verdickten Wänden. Besser als Beschreibungen werden hier die beigegebenen Figuren diese Gebilde erklären.

Ein wichtiger Punkt ist, dass diese Gebilde nicht an der Stelle der Hüllblätter stehen, sondern immer dazwischen und zwar ziemlich unregelmässig, oft stehen einige zusammen, oft stehen sie vereinzelt; die Hüllblätter treten trotzdem in derselben Zahl und Anordnung auf wie sonst. Mit den Blättern sind sie also nicht, wie Correns meint, gleich zu stellen. Ihr Entstehungsort ist genau derselbe wie der der Brutkörper und Schleimhaare. Welcher ist nun eigentlich der Unterschied zwischen Paraphyllien und diesen Gebilden. Goebel [1]) hat die Entwicklungsgeschichte

1) Organographie p. 365.

der Paraphyllien bei *Hylocomium splendens* untersucht. Er fand die Zellenanordnung im Anfang, wie die der Laubmoosblätter, nämlich mit zweischneidiger Scheitelzelle, bei *Thuidium* jedoch, wo sie auch aus den Blattbasen entspringen können, wachsen sie ohne zweischneidige Scheitelzelle und mit Antiklinen und Periklinenfächerung. Goebel fasst dann die Paraphyllien auf als aus der Stammoberfläche entspringende Protonemaäste begrenzten Wachstums, die sich teilweise zu Zellflächen entwickelt haben, teilweise eine den Blättern analoge Wachstums- und Ausbildungsweise erlangt haben.

Genau solche Gebilde haben wir nun auch in diesem Fall; dass diese von fadenförmigen Protonema, abzuleiten sind genau so wie die Brutkörper und Schleimhaare ist aus den verschiedenen Übergängen deutlich zu sehen. Es sind einfach flächenförmig gewordene Protonemafäden. Dass sie meistens im oberen Teil brutkörperähnlich werden, weist nur hin auf eine enge Verwandtschaft zwischen diesen verschiedenen auf ursprünglich fadenförmiges Protonema zurückzuführenden Gebilden. In den Schleimhaaren haben wir also Protonemafäden von beschränktem Wachstum; wenn das Wachstum etwas weniger beschränkt ist, können diese zu grösseren oder kleineren Flächen sich ausbilden, diese sind dann die normalen Brutkörper, welche der Vermehrung angepasst sind, weshalb sie auch mit einer Ablöseeinrichtung versehen sind. Nun kann der Übergang zwischen Brutkörper und Stiel ein allmähliger werden oder mit anderen Worten nicht allein die obere Zelle sondern auch die darunter gelegenen Zellen sich teilen. Es kann aber auch vorkommen, dass die Anlage nicht einmal zu einem Faden auswächst, sondern sich direct teilt durch Längswände und so stiellose Gebilde hervorbringt. Diese können dann vom Anfang an mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsen oder erst mit einschneidiger und dann mit zweischneidiger. Das ganze

Scheitelzellenwachstum kann dann schliesslich noch verwischt werden. So haben wir also grosse Übereinstimmung mit den Protonemablättern, erstens in Form und Wachstum und zweitens in der Entstehungsweise, denn auch diese sind auf flächenförmig gewordenes Protonema zurückzuführen.

Jedenfalls kann man im Grunde diese sämtlichen Gebilde auffassen als entstanden aus Protonemafäden mit beschränktem Wachstum, welche sich verschiedenen Funktionen: Schleimbildung, Vermehrung oder Assimilation angepasst haben.

Bei ausgewachsenen Blättern stehen die Brutkörper nun nicht allein in den Achseln sondern oft mit Schleimhaaren auf der Blattbasis, hieraus und auch aus der Tatsache, dass oft die ganzen Segmente, bei alten Körbchen zur Brutkörperbildung benutzt werden können, geht hervor, dass die Protonemafäden auf welche man die Brutkörper und Schleimhaare zurückführen muss, sowohl stammbürtig als blattbürtig sein können. Im Grunde ist dies aber kein grosser Unterschied, auch die gewöhnlich stammbürtigen Paraphyllien von *Thuidium* können aus den Blattbasen entstehen uud auch die Schleimhaare und Brutkörper bei *Oedipodium* zeigen das gleiche.

Wir sehen also, dass die Schwierigkeiten, die Correns macht gegen die Auffassung der Brutkörper als Protonemabildungen, nicht bestehen. Die Übereinstimmung in Stellung mit den Keulenhaaren ist, da auch diese zweifelsohne auf Protonema zurückgeführt werden müssen, gerade ein Argument für diese Auffassung, und auch die Übereinstimmung in Stellung mit den Brutkörpern von *Oedipodium* ist, nachdem ich auch diese auf Protonemabildungen und nicht auf umgeänderte Blüten habe zurück führen können, keine Schwierigkeit mehr. Ganz richtig ist es denn auch, wenn man *Georgia* zu den Moosen mit Protonemabrutkörpern rechnet und neben den Brutkörpern

auch die Paraphysen und Keulenhaare direct auf Protonema zurückführt.

Berggren hat schon die Entwicklung der Brutkörper beschrieben. In normalen Fällen entstehen sie durch 5—8 Teilungen einer normalen zweischneidigen Scheitelzelle. Durch einige Periklinen und Antiklinen und dadurch, dass in den Zellen mit Ausnahme der äusseren Schicht auch Teilungen der Oberfläche parallel auftreten, wird dann die definitive Form erreicht. Dabei teilen sich die unteren Segmente mehr als die oberen. Die Initialen entstehen entweder durch Teilungen genau so wie, wenn eine zweischneidige Scheitelzelle angelegt wird, und haben dann auch in den Anfangsstadien ein solches Aussehen, später kann man aber von dieser Bildungsweise nicht viel mehr bemerken, oder sie entstehen durch Teilungen dem Rande parallel. Auch auf den Flächen kommen hier und da Initialen vor. Sie sind an den reifen Brutkörpern zu erkennen an den kleineren Chloroplasten und an den Keimstücken, auch kommt es vor, dass die Aussenwände weniger verdickt sind.

Die reifen Brutkörper sind in der Mitte bis dreischichtige, am Rande einschichtige, meist rundliche oder etwas längliche Körper. Die äusseren Wände sind ziemlich stark verdickt, im Anfange gelblich, beim Keimen werden sie aber bis dunkelbraun. Die Chloroplasten sind ziemlich gross, weiter führen die Körper im Anfange Stärke, später Oel, besonders direct vor und während der ersten Zeit der Keimung kann man sehr grosse Oeltropfen bemerken, sie füllen oft die ganzen Zellen. An schon teilweise gekeimten Brutkörpern fallen die nicht ausgewachsenen Initialen auch durch das Fehlen dieser Oeltropfen auf.

Die Zelle unter der Brutkörperanlage teilt sich durch eine Querwand in zwei, die obere Zelle bleibt als Hypophyse oder Stielzelle am Brutkörper, die untere wird später länger gestreckt und wird bei der Ablösung zerrissen

Wir haben also hier tatsächlich mit einem echten, wenn auch länglichen, Brachytmema zu tun.

Bei der Keimung wachsen die Initialen aus, nach Correns ungefähr die Hälfte von den auf den Brutkörpern sich befindenden, und zwar war die an den meisten Brutkörpern anwesende apicale Initiale am häufigsten ausgewachsen, mit dieser wachsen nach Correns meistens die rechts und links zunächst der Insertion liegenden Initialen aus. Ich habe die Brutkörper in verschiedenen Nährlösungen keimen lassen. In sämtlichen Kulturen trat vor dem Keimen die Dunkelfärbung der Wände ein, auch traten die Oeltropfen in grosser Zahl auf, nur in der Kultur ohne Calcium bildeten sich nur wenige kleine Tropfen. An zehn Brutkörpern konnte ich in dieser Kultur im ganzen 54 Initialen zählen, von diesen waren nur 8 nicht ausgewachsen und von diesen acht waren die meisten abgestorben. An einem Brutkörper konnte ich selbst 9 Initialen finden, die alle ausgewachsen waren. Im Allgemeinen konnte ich konstatieren, dass an den Brutkörpern, die die meisten Initialen haben, die Initialen am besten und vielfachsten auswachsen, während wenn nur wenige z. B. 3 oder 4 Initialen entwickelt waren, meistens noch 2 abgestorben waren.

Die Protonemafäden verzweigen sich hier in vielen Fällen direct nach Austritt aus den Initialen zwei bis dreifach und sind sehr chlorophyllreich. Rhizoiden werden hier wenig gebildet.

In einer Lösung ohne Stickstoff waren an 12 Brutkörpern mit zusammen 69 Initialen ausgewachsen 44. Hier kam es oft vor, dass eine der beiden links und rechts in der nächsten Nähe der Stielzelle liegenden Initialen oder auch beide nicht ausgewachsen waren. Die apicale ist immer ausgewachsen. In dieser Kultur kommen farblose oder fast farblose Fäden mit Rhizoidencharakter sehr viel vor.

Auf diese Rhizoidenbildung werde ich in einer späteren Arbeit näher eingehen.

Ohne Phospat hatten sämtliche Initialen sämtlicher Brutkörper Protonemafäden getrieben. In einem Falle hatte auch ein Brutkörper auf der Fläche einen Keimfaden gebildet. Rhizoiden waren hier sehr selten.

Ohne Calcium waren an 6 Brutkörpern von 29 Initialen 23 ausgewachsen. An einem Körper, wo von 9 Initialen nur 2 nicht ausgewachsen waren, waren diese gerade die zwei in der nächsten Nähe der Stielzelle. An einem Körper lagen 4 Initialen neben einander von welchen drei ausgewachsen waren. Das hier gebildete Protonema hat vereinzelt farblose Rhizoiden.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, dass viel mehr Initialen auswachsen, als Correns angiebt und dass es auch nicht allein vorkommt, dass die in der Nähe der Stielzelle gelegenen nicht auswachsen, sondern auch dass in vielen Fällen, wo Initialen nicht ausgewachsen sind unter diesen

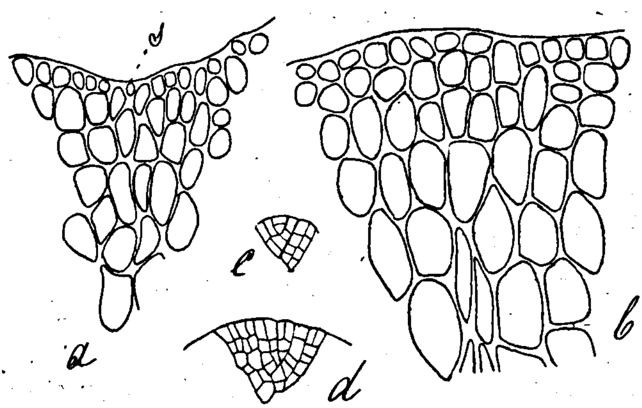


Fig. 31. Verschiedene Stadien der Entwicklung der Hüllblätter von den Brutkörperbechern von *Georgia*.
a. Scheitelzelle *s* noch sichtbar.
b. Scheitelzelle aufgeteilt, deutliches Randwachstum.
c. u. *d.* Aufteilung der Scheitelzelle in jungen Blattanlagen.

gerade eine oder beide dieser Zellen sind. Nur die Regel, dass die apicale wenn anwesend, immer auswächst, kann ich bestätigen.

Die **Hüllblätter** haben, wenn sie gut ausgebildet sind, eine in der Mitte ausgebuchtete Form. Es kommt nun vor, dass man an diesen noch etwas, was einer Scheitelzelle ähnlich (Fig. 31*a*) ist, finden kann, im Allgemeinen ist dies nicht der Fall und sieht man ganz deutlich, wie die letzte Grössevermehrung der Blätter durch Randwachstum (Fig. 31*b*) entstanden ist. Besonders die an der Form mit kleinen Hüllblättern sind durch früh eintretendes Randwachstum ausgezeichnet. Bei diesen kann man an den noch sehr jungen Stadien schon sehen, wie die Scheitelzelle durch eine Querwand (Fig. 31*c* u. *d*) aufgeteilt wird. Dann folgt eine Längsteilung in der oberen Zelle und dann wieder eine Querwand in der unteren; Resultat ist ein ausgesprochenes Randwachstum. Die Herzform der grösseren Hüllblätter kommt selbst bei denen, wo man noch etwas von einer Scheitelzelle bemerken kann, durch Randwachstum der Seiten und vermindertes Wachstum der Mitte zu Stande. In Verbindung mit der Tatsache, dass die Scheitelzelle fast immer auch aufgeteilt wird, hat man hier also einen ähnlichen Bildungsgang wie bei vielen Farnprothallien.

Correns erwähnt, dass es sicher ist, dass die Stammscheitelzelle in den Brutkörperbechern bald ihre Tätigkeit einstellt. Nach meiner Auffassung wird auch diese in vielen Fällen bei der Bildung der Brutkörper mit einbezogen. Nach Correns kommt es aber auch vor, dass neue Vegetationspunkte auftreten können, die nur Brutkörper hervorbringen, diese gehen aus den Astanlagen hervor und so ist also ein grösseres Körbchen als ein Zweigsystem mit völlig gestauchten Achsen auf zu fassen. Ich habe nun verschiedene Durchwachsungen gesehen, die beweisen, dass die Scheitelzelle auch behalten bleiben kann. In allen Fällen war nämlich der Hauptspross durchge-

wachsen. Die Brutkörper aus dem alten Körbchen stehen dann in einem Kranz um die Durchwachsungsstelle (Fig. 32). In einem Falle waren aus dem alten Körbchen auch zwei Seitensprosse hervorgewachsen, die auch schon zur Brutkörperbildung fortgeschritten waren. Interessant war, dass während meistens der durchgewachsene Teil ganz oder fast blattlos ist, hier an dem Hauptsprosse die Internodien des brutkörpertragenden Teils gestreckt waren so, dass man ganz deutlich jedes Blatt mit seiner Brutkörpergruppe unterscheiden konnte. Das Ende der durchgewachsenen Sprosse bildete in allen Fällen ein gewöhnlicher Becher. In einem Fall (Fig. 32) standen einige Schleimhaare vereinzelt an dem ziemlich langen blattlosen Teil zwischen dem durchwachsenen und dem Endbecher.

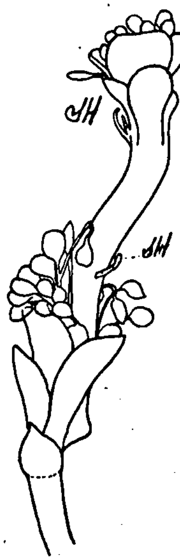


Fig. 32. Durchwachsung eines Brutkörperbechers von *Georgia pellucida*. S.H. sind Schleimhaare, die vereinzeltam durchwachsenen Teil auftreten.

Am Protonema entstehen nun die sogenannten **Protonemablätter**: flächenförmige Verbreiterungen der Fäden. Wie schon gesagt entstehen sie entweder aus einem Seitenfaden oder aus der Spitze der Fäden. Im Anfang wachsen sie mit einschneidiger Scheitelzelle (Fig. 33) bis ein kurzer, aus rundlichen dicken Zellen bestehender Faden gebildet ist. Es kommt nun vor, dass dieser Faden bis 8 Zellen lang werden kann aber auch, dass schon, nachdem 2—3 Zellen gebildet sind, Querteilungen auftreten. Nach einiger Zeit wird die einschneidige Scheitelzelle in eine zweischneidige umgeändert. Auch diese Wachstumsweise wird nach kürzerer oder längerer Zeit eingestellt und das Blatt wächst durch Randwachstum weiter. Ausgewachsen sind die Protonemablätter länglich zungenförmig bis breit spa-

telförmig. Sie sind im Stande besonders am Rande Rhizoiden zu bilden, die Initialen kann man an den zahlreichen kleinen Chloroplasten erkennen, bei der Bildung dieser Initialen teilt sich eine Randzelle durch eine Querwand, die obere Zelle wird dann zur Initiale.

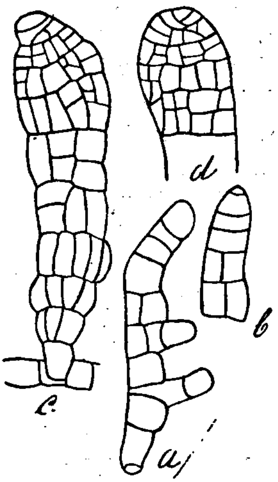


Fig. 33. Verschiedene Entwickelungsstadien der Protonemablätter von *Georgia pellucida*. (Diese Stadien sind der Deutlichkeit wegen genommen von den Adventivbildungen bei der Regeneration der Protonemablätter). *a.* und *b.* noch mit einschn. Scheitelzelle, *c.* wuchs im Anfang mit einschn, dann ist die Anlage einer zweischn. angegefangen aber nicht vollendet und das Gebilde wächst wieder mit einschn. weiter. *d.* mit zweischn. Scheitelzelle.

Die Stammknospen bilden sich hier im unteren Teil des Protonemablattes. Hier wird es mehrschichtig, die Zellen werden nach aussen vorgewölbt. Eine dieser Zellen des unteren Teils teilt sich durch eine Querwand und in der oberen Zelle finden dann nach einander Teilungen statt, wodurch eine Stammscheitelzelle entsteht. Aus den ersten der von dieser gebildeten Segmente entwicklen sich nur Schleimhaare, die bald die ganze junge Stammknospe einhüllen. Aus den übrigen Zellen des angeschwollenen Teils wachsen massenhaft Rhizoiden aus.

Die Protonemablätter können auch ganz uregelmässige Form annehmen. Oft sind sie gelappt; es kann mit der Verzweigung so weit kommen, dass das ganze Blatt so zu sagen aufgelöst wird (Fig. 34) in Fäden aus grossen rundlichen, nur hier und da mit Längswänden versehenen Zellen. Auch kommt es vor, dass ein Teil des Blattes einige Zeit mit einschneidiger Scheitelzelle wächst und dass diese dann plötzlich als Faden weiterwächst (Fig. 35).

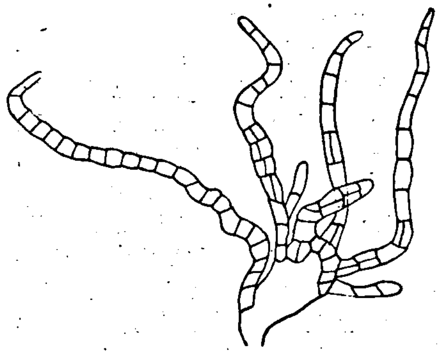


Fig. 34. Ein Protonemablatt von *Georgia* dessen oberer Teil in hier und da zweizellreihige Fäden aufgelöst ist.

Von Correns sind sogenannte Protonemabäumchen beschrieben. Gut ausgebildet habe ich sie nie finden können. Wohl habe ich auch aufrechte reichverzweigte Protonemaäste mit ziemlich angeschwollenen Zellen, hier und da mit Längswänden versehen, finden können (Fig. 36) aber Schleimhaare oder Brutkörper habe ich nie daran gesehen. Jedenfalls ist die Auffassung von Correns, der sie als Mittelbildung zwischen Protonema und be-

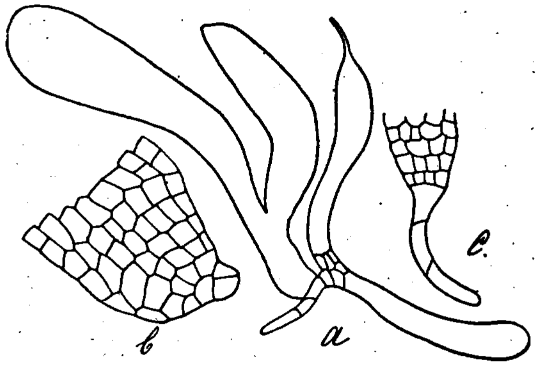


Fig. 35. *a.* Gelapptes Protonemablatt von *Georgia*. *b.* Spitze von einem der Lappen. *c.* Lappen dessen Spitze zu Rhizoid ausgewachsen ist.

blätterten Pflanzen beschreibt, richtig. Man kann alle möglichen Übergänge zu diesen Bäumchen finden. So betrachte ich auch die hierneben abgebildeten Gebilde. In

einem Falle (Fig. 37) sind auf einem kurzen Seitenfaden des Protonemas einige Brutkörper und Schleimhaare gebildet, im anderen Fall (Fig. 38) ist ein ziemlich grosser Zellkörper an der Stelle, wo sonst die junge Knospe entsteht, gebildet. Ziemlich unregelmässig wachsen hier aus den Oberflächenzellen die Schleimhaare und Brutkörper hervor. Eigentümlich ist, dass sich aus anderen Zellen des geschwollenen Fusses einige Schleimhaare und ein Brutkörper entwickelt haben. In allen Fällen kann man aber zwischen den Brutkörpern eine Stammscheitelzelle wahrnehmen.

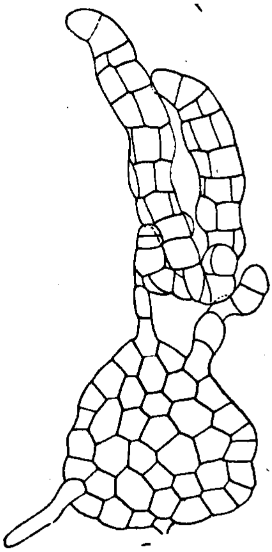


Fig. 36. Gekeimter Brutkörper von *Georgia*. Am Protonema hat sich ein aus mehreren Zellenreihen bestehendes verzweigtes Gebilde entwickelt. Wahrscheinlich eine Übergangsbildung zu den von Correns beschriebenen Protonemabäumchen.

Wenn man die Protonemablätter auf Torf auslegt so machen sie an der Oberseite eine Menge Adventivbildungen, welche wieder zu Protonemablättern auswachsen. An diesen kann man in ganz vorzüglicher Weise die Art der Protonemablattentstehung studieren (vergl. Fig. 33). Man findet hier alle Übergänge von der Fadenform bis zur zweischneidigen Scheitelzelle. Erwähnt muss noch werden, dass jedes dieser Gebilde durch Auswachsen einer Zelle entsteht. Neben diesen Gebilden findet man an der vom Substrat abgekehrten Seite einige Knospen und an der dem Substrat anliegenden, eine Anzahl Rhizoiden und zwar bezonders viel in der Nähe der Knospen. Die Knospen entstehen aus einer Zelle des Protonemablattes ohne dass vorher ein sekundäres Blatt gebildet

wird. Von einer Polarität kann man nichts bemerken (Fig. 39). Die Protonemablätter zeigen also in den Beziehungen grosse Übereinstimmung mit den von der Mittelrippe isolierten Thallusflügeln von *Blyttia Lyellii*[1]). Hierauf werde ich bei der Besprechung des Verhaltens der Blätter von *Oedipodium* noch zurück kommen.

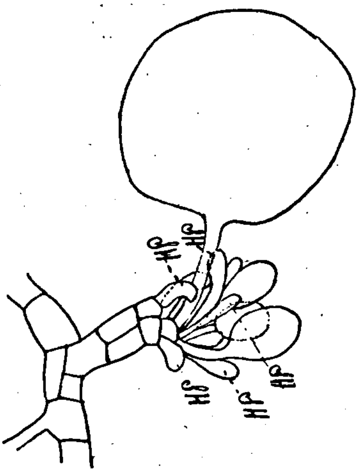


Fig. 37. Am Protonema von *Georgia* hat sich ein kurzer Seitenfaden gebildet dessen oberer Teil eine grosse Anzahl von Schleimhaaren und Brutkörpern entwickelt hat. Von den Brutkörpern fällt einer durch Grösse auf. Blätter sind absolut nicht gebildet. Man hat hier also eine bis zum äussersten reduzierte Miniaturpflanze. SH = Schleimhaare.

Oft kommt es vor, dass die so entstandenen Adventivbildungen schon, wenn sie noch sehr wenig entwickelt sind, Knospen bilden. Ich muss noch einen eigentümlichen Fall erwähnen, dass über das ganze Blatt keine Adventivbildung oder Knospe oder Rhizoid entstand aber, dass nur aus dem unteren Teil eine ganze Menge von schmalen Adventivbildungen hervorwuchsen.

In einer vollständigen Nährlösung wurden aus den Protonemablättern eine Anzahl Fäden von ausgesprochenem Protonemacharakter gebildet. Diese entstehen sowohl aus den Randzellen wie aus der Oberfläche. An den Blättern selbst werden viel weniger Adventivbildungen, wie ich sie oben beschrieben habe, gebildet als auf Torf. An den Protonemafäden entstehen nun viele rudimentäre Protonema-

---

1) Goebel. Allg. Regenerationsprobleme. Flora. Erg. Band 1905 p. 408.

blätter. Im einfachsten Falle bestehen diese aus einer Reihe von kurzen, breitrundlichen Zellen mit viel Chlorophyll (Fig. 40). In den best entwickelten treten auch Längswände auf. Oft kommt es vor, dass an diesen ganz schmalen Protonemablättern, wenn man diese Gebilde noch so nennen darf, unten einige Zellen aufschwellen und einen kleinen Zellkörper bilden an dem dann Rhizoiden und eine junge Knospe entstehen. Nur in Kulturen ohne Ca konnte ich noch Knospen beobachten direct an den alten Protonemablättern. Auch kamen hier noch solche Adventivbildungen an den Blättern vor. Kurz will ich noch erwähnen, dass die Rhizoidbildung am Besten war in Lösungen ohne Stickstoff.

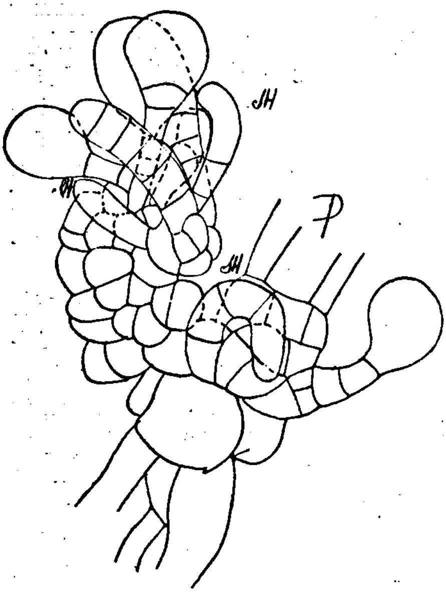


Fig. 38. Am Protonemablatt P. hat sich aus dem unteren Teil ein Zellkörper entwickelt der eine Scheitelzelle gebildet hat aber keine Blattanlagen. Aus verschiedenen Zellen sind nun Brutkörper und Schleimhaare ausgewachsen. Wenn dieses Gebilde länger und mehr verzweigt wäre, würden wir hier ein Protonemabäumchen im Sinne Correns' haben.

Noch eine Eigentümlichkeit tut sich in diesen Kulturen vor. Wenn an den Protonemablättern, bevor sie in die Nährlösungen kamen, schon die Anlage einer Knospe anwesend war, so wuchs diese einfach aus zu einem Stämmchen, ohne dass auf den Blättern Neubildungen auftraten; wenn dann die Knospe oder das junge Stämmchen abge-



Fig. 39. Regeneration der Protonemablätter von *Georgia*. Ohne Polarität zu zeigen, entstehen hier eine Anzahl von Adventivbildungen von Protonemanatur, weiter einige Stammknospen K, ohne dass dabei ein sekundäres Protonemablatt auftritt und weiter zerstreut Rhizoiden.

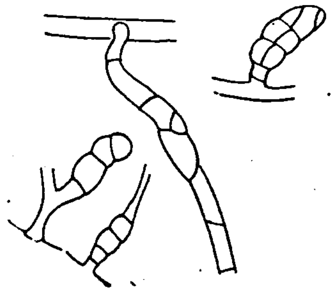


Fig. 40. Umgebildete Protonemablattanlagen aus den Flüssigkeitskulturen von *Georgia*.

schnitten wurde, fing das Protonemablatt an die beschriebenen Neubildungen hervor zu bringen.

Auch konnte man in diesen Kulturen oft sehen, wie so ein rudimentäres Protonemablatt nach einiger Zeit als gewöhnlicher Faden weiterwuchs.

Die Blätter von vielen Moosen sind im Stande Protonema zu bilden, wenn sie auf Torf oder in Nährlösungen ausgelegt werden. Correns giebt an vielen Stellen Beispiele. Auch die Blätter von *Georgia* bilden nach ihm Protonema und zwar sowohl an der Ober-, wie an der Unterseite und aus Initialen die vorzüglich am Rande und speziell gegen die Spitze zu vorkommen. Nun erwähnt Correns schon, dass die Fäden trotzdem hauptsächlich aus der Lamina auswachsen. In allen meinen Kulturen konnte ich nie ein Blatt finden, wo Randzellen ausgewachsen waren. Die Fäden entstehen auf der Lamina und haben ausgesprochenen Rhizoidcharakter. Die Hüllblätter, wo auch

nach Correns keine Initialen vorkommen, habe ich dann auch unter keinen Bedingungen zum Auswachsen bringen konnen.

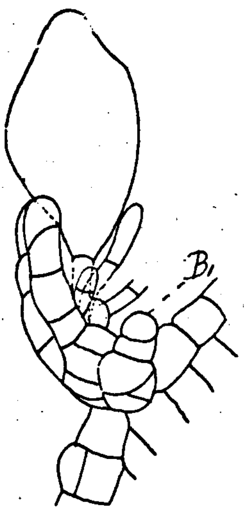


Fig. 41. Junge Knospe am Rande eines jungen Blattes von *Oedipodium*. Die Knospe hat ein gutes Blatt und weiter einige Schleimhaare und Brutkörper gebildet. Das zweite Blatt B_1 ist nur als kurzer Zellfaden entwickelt. Ein Protonemablatt ist bei der Knospenbildung nicht eingeschaltet.

Anschliessend möchte ich noch einige mit *Oedipodium* gemachte Regenerationsversuche mitteilen. Viele Moose haben die Fähigkeit unter Wasser kultiviert, Protonema zu bilden. In keinem Falle war *Oedipodium* dazuzu bewegen, ob man die ganze Pflanze oder abgeschnittene Blätter in Lösungen brachte, immer, nur mit einer Ausnahme, war das Resultat negatif. Um so mehr befremdend ist dies weil die Blätter gerade eine sehr grosse Regenerationsfähigkeit besitzen. Es kommt öfters vor, dass man auf den grossen, dem Substrat anliegenden unteren Blättern, meistens im oberen Teil, junge Pflänzchen findet, die meistens schon sehr früh zur Brutkörperbildung schreiten. In vielen Fällen ist durch Absterben des unteren Blatteils die direkte Verbindung zwischen Blatt und Stämmchen unterbrochen, in vielen Fällen jedoch war das ganze Blatt noch frisch. Wenn man nun diese grossen Blätter abschneidet und auf Sand weiter kultiviert, entsteht nach einigen Wochen vorzüglich auf den äusseren Teilen, aber fast nie aus den Randzellen eine oft sehr grosse Zahl dieser jungen Pflanzen. Immer entsteht aus einer Zelle des alten Blattes ein Protonemablatt-ähnliches Gebilde und an diesem dann die junge Knospe. Eigentümlich ist, dass sonst, wie früher mitgeteilt, die

Knospen nie aus dem unteren Teil der Protonemablätter entstehen, hier ist es aber wohl der Fall. Die Knospen

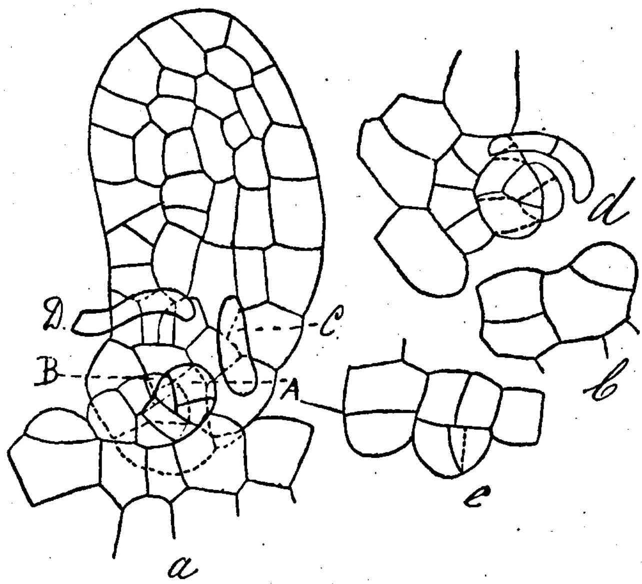


Fig. 42. *a.* Miniaturpflanze am Rande eines jungen Blattes von *Oedipodium*. *A.* das zweite als Zellfaden entwickelte Blatt. *B.* die Stammscheitelzelle, welche 3 Segm. gebildet hat von welchen das erste ein gut entwickeltes Blatt gebildet hat. *C.* Schleimhaar. *D.* Brutkörperstiel.
b, c, d. Verschiedene Entwicklungsstadien der Stammscheitelzelle.

entstehen immer aus dem inneren, d. h. dem ursprünglich dem Stämmchen zugekehrten Teil der Blätter. Aus dem äusseren Teil entstehen besonders den Stellen gegenüber, wo die Knospen gebildet werden, massenhaft Rhizoiden. Bemerkt muss noch werden, dass die Knospen alle im oberen Teil der grossen Blätter entstehen.

Auch auf den Protonemablättern und auf ganz jungen Blättern entstehen, wenn man diese auf Sand legt, junge Knospen. Auffallend ist dabei, dass dann die Knospen

auch aus den Randzellen gebildet werden und dass direkt die Stammscheitelzelle (Fig. 41) angelegt wird ohne dass

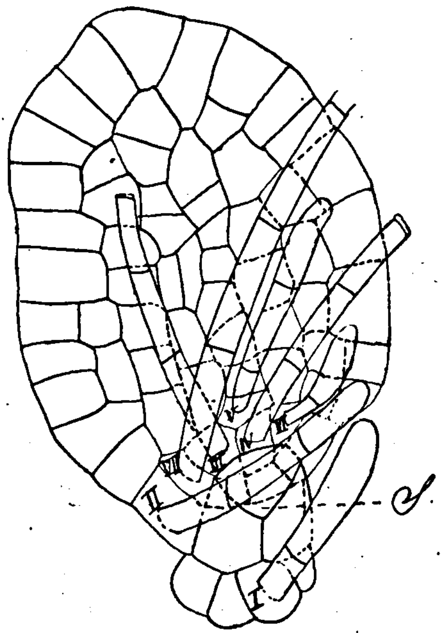


Fig. 43. Miniaturpflanze von *Oedipodium*. Die Stammscheitelzelle *S* had 3 Segm. gebildet, das eine ist wieder zum Blatt ausgewachsen. Auf dem unteren Teil dieses Blattes sind die Zellen 2—7 zu Brutkörpern oder Schleimhaaren ausgewachsen. Auch eine der unter der Stammanlage liegenden Zellen 1 hat ein Schleimhaar gebildet.

erst ein Protonemablatt gebildet wird. Hieraus geht also hervor, dass ursprünglich kein Unterschied zwischen Protonemablättern und gewöhnlichen existiert und dass erst später, wenn die Rippe etc. entwickelt ist, der Unterschied hervortritt so, dass die ganz alten Blätter nicht mehr im Stande sind direkt Knospen zu bilden, sondern dass da die Protonemablätter wieder eingeschaltet werden müssen.

Man kann auch noch ganz deutlich bemerken, dass bei den jungen und Protonemablättern die Knospen mehr über das ganze Blatt verteilt sind. Die jungen Anlagen, welche an den jungen Blättern gebildet werden, bringen es meistens nur bis zu Miniaturpflanzen. Allerdings ist dies bei den kleinen absolut nicht mit Reservestoffen versehenen Gebilden sehr gut zu begreifen, bei den grossen werden auch wohl im Anfang mehrere Knospen angelegt, aber bald kommt eine Knospe den anderen voraus und bleiben, wenn auch nicht alle, doch die meisten anderen in der Entwicklung zurück.

Die Miniaturpflanzen bestehen meistens aus der Stammscheitelzelle mit einigen, meist drei bis vier Segmenten. Aus dem ersten Segment hat sich dann ein meistens noch verhältnissmässig grosses Blatt gebildet, das fast in allen Hinsichten mit Protonemablättern (Fig. 42, vergl. auch 41 u. 43) übereinstimmt. Nur kann man sehen, dass der untere Teil wenigstens in der Mitte mehrschichtig ist. An den anderen Segmenten entstehen entweder rudimentäre oft nur aus einer Zellenreihe bestehende Blätter oder Schleimhaare. In der Achsel des einzigen entwickelten Blattes entstehen bald einige Brutkörper, die in sehr kurzer Zeit bis zur normalen Grösse weiterwachsen und Schleimhaare. Auch kann man hier sehr gut sehen (Fig. 43) wie diese beiden aus dem unteren mehrschichtigen Blatteil entstehen. Aus den Zellen 2,7,6 entstehen Schleimhaáre, auch aus einer der unter der Stammanlage gelegenen Zellen, aus den anderen Brutkörper. Die Brutkörper sind hier meistens nur in kleiner Zahl anwesend, die da sind, sind aber von normaler, wenn selbst nicht von abnormaler Grösse. Es sieht aus, als ob das Stämmchen die Bildung von allen anderen Organen möglichst beschränkt, nur das zur Bildung einiger Brutkörper höchst Notwendige, eine Stammscheitelzelle mit einigen Segmenten und einem Blatte, wird ausgebildet.

Ähnliche Knospenbildung erwähnt Oehlmann [1]) auf den Blättern von *Sphagnum*. Hier werden die Knospen aber nur aus den Basalzellen gebildet. Immer aber wird genau so wie bei *Oedipodium* eine tuberkelartige Zellanhäufung gebildet.

Allerdings werden von den Sphagnumblättern auch Protonemafäden gebildet, während Bildung von Fäden mit Protonemacharakter nie als Regenerat bei *Oedipodium* beobachtet werden konnte. Wenn hier, überhaupt, mit Ausnahme des auch bei *Sphagnum* auftretenden kurzen Keimfadens, Fäden auftreten, haben sie immer Rhizoidcharakter. Noch ist eigentümlich, dass bei *Sphagnum*, wie aus Figur 46 bei Oehlmann hervorgeht, immer auch ein blattähnliches Protonema bei der Knospenbildung den Knospen vorangeht.

Wie schon gesagt, haben die abgelösten Blätter nur in einem Falle Neubildungen in Lösungen gemacht. Es waren ältere Blätter in Lösungen ohne Calcium. Unter 15 Blättern hatten hier fünf Knospen gebildet. Immer waren sie im oberen Teil gebildet und zwar meistens am Rande, ein Blatt hatte selbst neun junge Knospen.

Dass die Protonemablätter von *Georgia* und *Oedipodium* keine und die älteren Blätter von *Oedipodium* wohl Polarität zeigen, ist vielleicht mit der von Goebel erwähnten Tatsache in Verbindung zu bringen, dass *Blyttia Lyellii* an mit Mittelrippe versehenen Thallusstücken die Adventivsprosse nur am apicalen Ende der Mittelrippe trägt, während die von der Mittelrippe isolierten Thallusflügel eine regellose Anordnung der Adventivsprosse zeigen. Früher hatte Goebel [2]) auch bei *Fegatella conica* beschrieben, dass Stücke ohne Mittelrippe einen Gegensatz zwischen Spitze und Basis nicht zeigten, dass Stücke, die von Spros-

1) Oehlmann, Vegetative Fortpflanzung der Sphagnaceen.

2) Goebel. Ueber Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 1902, p. 499.

sen stammten, welche längs der Mittelrippe gespalten waren, öfters längs der Wundfläche Adventivsprossen bildeten, was Goebel dem Wundreiz zuschreibt, aber dass hier schon die Bevorzugung des Apicalendes deutlich war. Hat man Stücke mit Mittelrippe, so erfolgt die Regeneration an der Spitze. Auch Bolleter[1]) konnte bemerken, dass ein grosser Unterschied auftrat; wenn er Stücke nahm ohne Mittelrippe, dann traten die Adventivsprosse regellos auf. Sicher ist also, dass die Mittelrippe einen grossen Einfluss hat auf die Anordnung der Neubildungen.

AULACOMNIUM ANDROGYNUM.

Die Brutkörper dieses Mooses sind schon vielmals Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Sie stehen hier in einem Köpfchen zusammen, das ohne Hülle an der Spitze eines blattlosen Pseudopodiums steht. An diesem entlang stehen oft vereinzelt Brutkörper und die später zu erwähnenden abnormalen Gebilde. Die Brutkörper sitzen an langen, meist zweizelligen Stielen. Sie sind regelmässig gebaut, vierstöckig und bestehen, normal ausgebildet, aus zehn Zellen, einer einzelnen, das untere Stockwerk bildenden, der Hypophyse, zweimal je vier neben einander liegenden Zellen, und einer Spitzenzelle als obere. Die reifen Körper haben bräunliche dicke Wände, die Endzelle ist gewöhnlich noch dickwandiger. Als Initialen bei der Keimung beschreibt Correns die Zellen der beiden mittleren Stockwerke, jedoch sind nie alle so ausgebildet. Besonders deutlich kennbar sind sie an den kreisrunden Keimstücken. Die Hypophyse hat in Gegensatz zu den übrigen Zellen wenige Chlorophyllkörner und wenig Oel. Von den beiden Stielzellen hat die obere farblose zarte Wände, diese wird bei der Ablösung zerrissen. Die untere Stielzelle ist länger und hat dickere Wände.

---

1) Bolleter. *Fegatella conica.* p. 66. (des Sep. Abdr.).

Die meist verschiedenen Auffassungen über die Natur dieser Brutkörper haben einander gefolgt. Einige Beispiele entnehme ich Grevillius. Hedwig [1]) deutete die Brutkörper als männliche Blüten; Meijen [2]) die Köpfchen als metamorphosierte Früchte und die Brutorgane selbst als Sporen; von mehreren anderen u. a. Schimper [3]) und Berggren [4]) wurden die Brutorgane als rudimentäre Blätter gedeutet, Correns [5]) in seiner ersten Arbeit hält sie für metamorphosierte Paraphysen, Grevillius selbst [6]) betrachtet sie als umgewandelte Laubblätter. Spätere Auffassungen waren: Goebel [7]) sieht in ihnen Protonemabildungen, die sich zu Zellkörpern entwickelt haben und die unter Unterdrückung der Blattbildung an Sprossenden entstehen und endlich Correns [8]) betrachtet sie als metamorphosierte Blätter; ich muss hier direkt darauf hinweisen, dass Correns p. 221 sagt: die frühesten Stadien habe ich nicht zu Gesicht bekommen, er nimmt aber als sicher an, dass auf die letzten richtigen Blätter die Uebergangsblätter und die ersten Brutkörper ganz deutlich in derselben Spirale folgen, wenn auch vielleicht mit nicht ganz gleichbleibender Divergenz, dass also die ersten Brutkörper, wie Blätter, von je einem Segment der Scheitelzelle gebildet werden. Die grosse Mehrzahl jedoch lässt er nachträglich zwischen und unter den schon vorhandenen einge-

1) Hedwig. Species muscorum.

2) Neues System der Pflanzenphysiologie III p. 54.

3) Schimper. Bryologia europaea.

4) Berggren. Jaktagelser ofver mossornas könlösa fortplantning. Lund. Universitats Arsskrift I, Lund. 1865.

5) Vorläufige Uebersicht über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane. Ber. D. Bot. Ges. 1897, p. 374.

6) Ueber den morphologischen Werth der Brutorgane bei *Aulacomnium androgynum* (L) Schwaegr. Ber. D. Bot. Ges. XVI, p. 111.

7) Organographie p. 361.

8) Vermehrung der Laubmoose p. 216.

schoben werden. Wie er nun diese letzte Tatsache in Verbindung bringen kann mit dem Hervorgehen der Brutkörper jeder aus einem Segment, ist mir nicht ganz deutlich. Wenn die ersten Brutkörper je einem ganzen Blatte entsprechen, so sind doch sicher die später zwischen den anderen geschobenen von anderer Natur und man kann doch schwer annehmen, dass Gebilde, die in den beiden Fällen einander so gleich sind, an derselben Pflanze auf verschiedene Entstehungsweisen zurückzuführen sein würden.

Es ist mir nun gelungen die jüngsten Stadien zu sehen und auf Grund dieser kann ich die Auffassung von Correns nicht unterschreiben. Auf dem Querschnitt durch ganz junge Köpfchen kann man deutlich sehen, dass die Segmente ganz regelmässig angelegt werden. Sie wachsen aber nicht zu Blättern aus, sondern nachdem einige Teilungen stattgefunden haben, wachsen fast sämtliche Zellen zu Brutkörpern, so dass also nicht ein Brutkörper einem Blattsegment entspricht, sondern dass aus einem Segment mehrere entstehen. Die Scheitelzelle kann dabei auch zur Brutkörperbildung schreiten. Regel ist es aber nicht. Die Blattbildung wird dabei völlig unterdrückt, auch die Streckung des Stämmchens, weil die Brutkörper sowohl aus dem Stamm- als aus dem Blatteil der Segmente entstehen. Die Segmente werden so zu sagen in Protonemafäden aufgelöst und jeder von diesen bildet auf die bekannte von C. Müller [1]) ausführlich geschilderte Weise einen Brutkörper. Tatsache ist, dass viele Brutkörper erst später nachgeschoben werden. Dies kann man auch gut erklären, weil in der Regel als Anfang aus jedem Segment 4 Brutkörper entstehen, die der übrigen Segmentzellen werden nachgeschoben.

Wie muss mann nun aber die verschiedenen abnormalen Gebilde betrachten, welche als Hauptargument für die

1) C. Müller (Berlin). Über die Entwicklung der Brutkörper von *Aulacomnium androgynum*. Ber. D. Bot. Ges. XV. 1897.

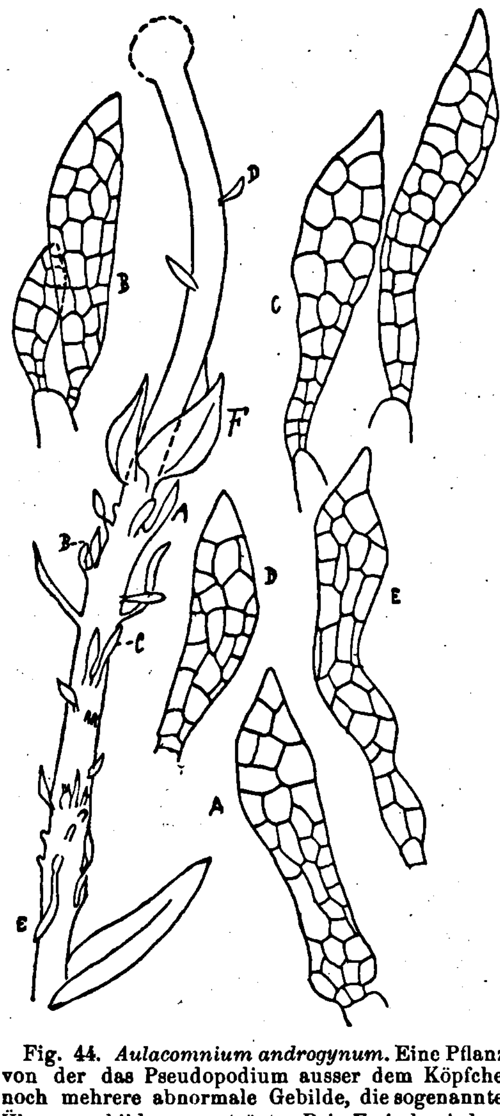


Fig. 44. *Aulacomnium androgynum.* Eine Pflanze von der das Pseudopodium ausser dem Köpfchen noch mehrere abnormale Gebilde, die sogenannten Übergangsbildungen, trägt. Bei *F* sind wieder 3 gewöhnliche Blätter entwickelt. In den Fig. *A—E* sind verschiedene dieser Gebilde vergrössert dargestellt.

direkte Blattnatur angeführt werden. Bevor ich diese Frage beantworte, möchte ich einige der interessanten abweichenden Gebilde beschreiben.

Ich habe viele durchwachsene Köpfchen oder solche mit normalen und abnormalen Brutkörpern am Pseudopodium gefunden.

Man kann in der Anordnung dieser Gebilde keine richtige Blattspirale mehr unterscheiden, was bei der grossen Streckung, die hier die Internodien haben, nicht wunder zu nehmen ist. Auch kann man oft sehen, dass das Pseudopodium gedreht ist, so dass auch dadurch die ursprüngliche Anordnung verwischt sein kann. Interessant ist, dass es öfters vorkommt, dass hier eine Anzahl Übergänge auftreten (Fig. 44) und dann auf einmal einige gewöhnliche Blätter, meistens drei oder das Vielfach von drei, welche wieder auf die normale Weise inseriert sind, und darauf folgend wieder Fortsetzung der mit abnormen Brutkörpern versehenen Pseudopodien. Dann folgen meistens Verzweigungen an welchen die Brutkörper auch sehr unregelmässig verteilt sind. In einem Falle habe ich sogar gefunden, dass eine Verzweigung in einer Anzahl Rhizoiden endigte. Nun habe ich öfters einige (2—3) Brutkörper (Fig. 45) neben einander auf einem kleinen Zellhöcker am Pseudopodium gefunden, auch fand ich einige Male, und gerade diese Fälle scheinen mir ganz wichtig, dass auf solchen Höckern sich ein halb ausgebildetes Blatt befand, der eine Rand wurde von dem Mittelnerv ge-

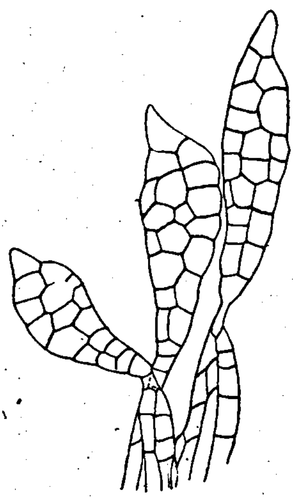


Fig. 45. *Aulacomnium androgynum.* 3 Brutkörper auf gemeinschaftlichem Fuss.

bildet, daneben stand dann auf demselben Höcker ein Brutkörper. Deutlich ist es, dass hier nur die halbe Blattanlage als Blatt sich entwickelt hat und die andere Hälfte zur Brutkörperbildung geschritten ist. In den Fällen, wo mehrere Brutkörper zusammen auf einem Höcker stehen, hat man in diesem Höcker eine anfänglich auswachsende Blattanlage zu sehen, nach kurzer Zeit aber ist die Brutkörperbildung doch eingetreten.

Wie bekannt werden die Brutkörper gebildet aus einer Zelle, diese wächst aus und teilt sich zunächst in Stiel- und obere Zelle. Die Stielzelle teilt sich meistens noch durch eine Querwand. Meistens wird in der oberen Zelle erst noch durch eine Querwand die Hypophyse abgetrennt dann wird durch zwei geneigte Wände eine zweischneidige Scheitelzelle angelegt. Was ist nun einfacher als anzunehmen, dass diese Stielzellen, die doch schliesslich als die Segmente einer einschneidigen Scheitelzelle aufzufassen sind, die Fähigkeit sich durch Längswände zu teilen nicht ganz verloren haben und dass so die so oft vorkommende Verbreiterung des Stieles ins Leben gerufen wird. Wenn dann die zweischneidige Scheitelzelle weiter ihre Teilungen fortsetzt und nicht nach der Abgabe von vier Segmenten, wie gewöhnlich, aber nicht immer der Fall ist, ihre Tätigkeit einstellt, entsteht ein normal aussehender, aber nur grösserer Brutkörper auf einem aus mehreren Zellreihen bestehendem Stiele. Vereinzelt konnte ich auch beobachten, dass der Stiel sich selbst bis zu einem Zellkörper entwickelt hatte.

Nun ist weiter der gewöhnliche Fall, dass nur 2 Stielzellen gebildet werden. Dies ist aber schon bei den normalen Köpfchen, wie ich öfters Gelegenheit hatte zu beobachten, nicht immer Regel. Auch hier kommen selbst schon vierzellige Stiele vor. So kann man also gut erklären, wie diese in der Breite mehrzellreihigen Stiele aus mehr als zwei Zellreihen in der Länge bestehen können.

Noch bleibt mir übrig diejenigen Missbildungen zu erklären, die lang und schmal sind und in deren Mitte man einige Reihen langgestreckter Zellen findet, welche grosse Aehnlichkeit mit den Blattnerven haben. Meistens stehen diese auch mit Brutkörpern auf Höckern zusammen. Diese fasse ich auch auf als teilweise entwickelte Blattanlagen. Die Rippe wird bekanntlich schon ziemlich früh angelegt; da es vorkommt, wie ich auch auf dem Querschnitt durch junge Köpfchen sehen konnte, dass ein Blatt schon ziemlich weit entwickelt ist, bevor es zur Brutkörperbildung übergeht, und, dass wenn diese eintritt, die Brutkörper immer aus den Seitenflügeln des Blattes entstehen, so kann man auch diese Missbildungen gut erklären.

Nun giebt es noch eine Schwierigkeit. Von Grevillius wird ein sonst normales Blatt abgebildet, das aber nahe der Spitze eine stielartige Einschnürung hat. Solche Blätter habe ich auch öfters gesehen. Auch kann man dabei beobachten, dass vielmals die oberen Zellen auch mehr verdickte Wände haben. Grevillius erklärt es dadurch, dass das Blatt im Anfange eine brutkörper-artige Entwicklung angestrebt hat, aber später in die Laubblattform zurückgekehrt ist. Diese Erklärung passt einigermassen modifiziert, auch in meine Auffassung. An der jungen Blattanlage hat sich aus einer der mittleren Zellen der Anfang eines Brutkörpers gebildet. Die weitere Blattanlage hat sich aber wieder als Blatt entwickelt und diese Brutkörperanlage, bei welcher es nicht zur normalen Entwicklung gekommen ist, wurde dann von dem weiteren Blatte einfach emporgehoben.

Als Resultat dieser Betrachtungen glaube ich wohl berechtigt zu sein, wenn ich auch die Brutkörper von *Aulacomnium androgynum* ursprünglich auf Protonemafäden zurückführe und zwar in allererster Stelle auf blattbürtige, die später auftretenden, die zwischen den anderen geschoben werden, kann man auf stammbürtiges Protonema

zurückführen. Im Grunde ist es aber ziemlich gleich, ob man von stammbürtigem oder blattbürtigem Protonema redet. Die ersten Brutkörper werden schon öfters angelegt zu einer Zeit, da man von einer eigentlichen Differenzierung zwischen Stamm und Blatt noch nicht reden kann.

Correns erwähnt noch auf Seite 224 einen Einwand gegen seine Auffassung der Brutkörper als metamorphosierte Blätter, der von Grevillius stammt. Wenn, so sagt er, aus einem Laubblatt ein Brutblatt werden soll, muss es die Fähigkeit besitzen, abgelöst Protonema zu bilden; alles andere kann nachträglich erworben sein, nur diese Eigenschaft muss schon in dem Blatt gesteckt haben. Nun giebt Grevillius an, dass die abgelösten Laubblätter „immer steril bleiben". Dieser Einwand würde selbstverständlich auch teilweise gegen meine Erklärung gelten. Correns erklärt nun die Sache so, dass er annimmt, dass die „Brutblätter" sich nicht von den jetzigen Laubblättern, sondern von einer Urform der Laubblätter her entwickelt haben, deren Zellen z. T. befähigt waren Protonema zu bilden. Die „Brutblätter" haben dann diese Fähigkeit behalten, die Laubblätter seitdem verloren. Tatsache ist nun, dass die Laubblätter nicht leicht zur Protonemabildung zu bringen sind, jedoch ist es mir verschiedene Male, besonders in Lösüngen ohne Calcium, gelungen sie dazu zu veranlassen. Diese Fäden entstanden dann meistens nicht aus dem Rande, sondern aus den Laminazellen und hatten ausgesprochenen Rhizoidcharakter.

Wenn man Pseudopodien an beiden Seiten abschneidet und mit dem unteren Teil in Sand steckt, so wachsen unten sehr viele Rhizoiden aus, im oberen Teil jedoch Protonemafäden. Obgleich besonders bei Kulturen unter Wasser die Fäden oft über der ganzen Länge auswachsen, kann man doch immer eine gewisse Polarität bemerken in dem Sinne, dass die Rhizoiden immer auf dem unteren Teil beschränkt sind, die Protonemafäden können unter

Umständen auch zwischen den Rhizoiden vorkommen. Es kommt dabei vor, dass jede der Längsreihen, aus welchen die Aussenseite des Pseudopodiums besteht, in einen Protonemafaden auswächst (Fig. 46). Die Zellen des inneren Gewebes nehmen offenbar an dieser Protonemabildung nicht Teil. Ein ähnliches Auswachsen der Längsreihen erwähnt Oehlmann bei *Sphagnum*, hier sind es überlängs durchgeschnittene Stämmchen, wo die verschiedenen Längsreihen, auch die inneren, zu Fäden auswachsen.

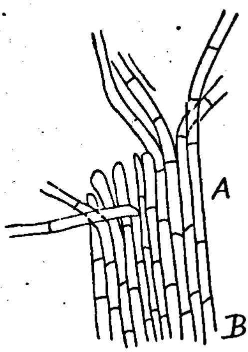


Fig. 46. *Aulacomnium androgynum*. Regeneration der Pseudopodien (bei A ist das Brutkörperköpfchen abgeschnitten). Jede der Zellreihen der Aussenwand ist zu einem Protonemafaden ausgewachsen.

An den Rhizoiden entstehen auch in diesen Kulturen mehrmals Stammknospen. Oft sind dann die Rhizoiden so kurz, dass es aussieht, als sitzen die jungen Knospen direct auf dem Pseudopodium und das Ganze macht den Eindruck von Verzweigungen. In den Wasserkulturen konnte ich mehrmals beobachten, wie eine Knospe wohl angelegt wurde, aber nach einigen Teilungen wieder als Protonemafaden weiterwuchs.

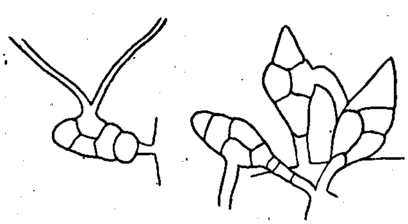


Fig. 47. *Aulacomnium androgynum*. Brutkörper, die am Pseudopodium festsitzend ausgewachsen sind. Die Pseudopodien waren oben und unten abgeschnitten und unter Wasser in Sand gesteckt.

Wenn man bei diesen Versuchen Pseudopodien nimmt, auf welchen hier und da zerstreut Brutkörper sich finden, (Fig. 47) so kann man leicht sehen dass auch sonst vollkommen normale Brutkörper noch festsitzend auswachsen, auch

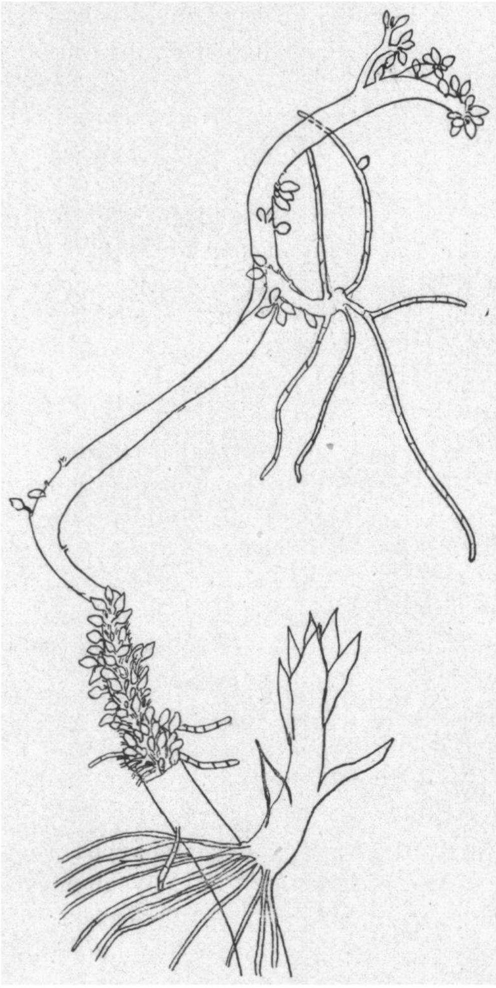


Fig. 48. *Aulacomnium androgynum.* Ein mit seinem Köpfchen versehenes Pseudopodium unten abgeschnitten und in Sand eingesteckt. Das Köpfchen ist durchgewachsen. Für weitere Beschreibung siehe im Text.

kommt es in Wasserkulturen sehr viel vor, dass frühzeitig

abgelöste Körper, bei denen nur 2 Segmente aus der Scheitelzelle gebildet sind und wo dann auch die Längswände noch nicht gebildet sind, so dass der ganze Brut-Körper aus drei Zellen besteht, schon auswachsen können. Ein Auswachsen der Spitsenzelle habe ich auch hier nie beobachten können.

Bei Kulturen von Pseudopodien, welche ohne dass das Köpfchen abgeschnitten war in Sand eingesteckt waren, fand ich mehrmals Durchwachsungen. Der beste Fall ist hierneben abgebildet, den werde ich auch noch kurz beschreiben. Das ursprüngliche Köpfchen war länglich ausgewachsen, die Wände der Epidermis aber bräunlich geworden. Man hat hier (Fig. 48) also zu gleicher Zeit ein sehr schönes Beispiel dafür, dass nicht immer die Scheitelzelle bei der Brutkörperbildung aufgebraucht wird. Auf diesem Teil folgte ein gekrümmter, mit einigen zerstreuten Brutkörpern versehener Teil. Dann kam die erste Verzweigung. An der Stelle fanden sich mehrere im Allgemeinen normal ausgebildete Brutkörper. Der eine Zweig setzte sich als Pseudopodium fort und bildete später noch eine Anzahl Verzweigungen, die an den Spitzen meist entfernte Brutkörper tragen. Der andere Zweig aber wurde aufgelöst in eine Anzahl Rhizoiden, an einem dieser wurde schon wieder ein Protonemafaden mit geraden Wänden und viel Chlorophyll gebildet.

Aus den hier angeführten Tatsachen geht also deutlich hervor, dass die Pseudopodien von *Aulacomnium*, denen bisher von verschiedenen Seiten eine Regenerationsfähigkeit abgesprochen worden war, gerade zum Regenerieren äusserst leicht zu bringen sind.

ZUSAMMENFASSUNG.

Oedipodium Griffithianum Schw.

Bei der Keimung der Sporen entsteht ein kurzer Zell-

faden, der bald in eine Zellfläche übergeht, die entweder überhaupt nicht oder nur während einiger Zeit mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst. Die Entstehung und Entwicklung ist im Allgemeinen wie bei *Sphagnum* und nicht wie bei *Georgia*, *Tetradontium* und *Diphyscium*.

Diese Zellflächen, die sogenannten Protonemablätter bilden entweder einfache, oder gelappte und verzweigte, zungenförmige Gebilde. Auf den primären Protonemablättern können sekundäre und auf diesen wieder tertiäre aufsitzen. Die Knospen entstehen aus einer Randzelle und zwar nie im unteren, sondern immer im mittleren und oberen Teil der Protonemablätter.

Die Protonemablätter wachsen ursprünglich mit zweischneidiger Scheitelzelle, früher oder später wird diese durch Anti- und Periklinen aufgeteilt und Randwachstum tritt an die Stelle. Ebenfalls Randwachstum haben, bei den *Splachnaceen*, die Blätter von *Tayloria Dubyi* und *Splachnobryum aquaticum*. Man findet alle möglichen Uebergänge zwischen den gewöhnlichen und den Protonemablättern, die vollständig ausgebildeten sind durch den Besitz einer Rippe und durch verdickte Zellecken im oberen Teil gekennzeichnet. Die Rippe besteht aus einem Gewebe aus gleichförmigen dünnwandigen Zellen, durch nachträgliche Teilungen der Laminazellen kann sie stark verbreitert werden.

Bei *Oedipodium* kommen auch besonders zwischen den jungen Blättern und den Brutkörpern Schleimhaare vor; diese Schleimhaare sind homolog mit den Paraphysen, auch die sogenannten Keulenhaare sind ursprünglich mit den Schleimhaaren gleich zu stellen.

In jungen Stämmchen findet man keinen Zentralstrang, in älteren, besonders in den die Geschlechtsorgane tragenden, einen gut differenzierten.

Die Seta ist fast fehlend, der Hals sehr lang. Auf dem Halse viele Stomata, auch rudimentäre, besonders im unteren Teil. Das schwammige Gewebe im Halse ist ausgezeichnet

entwickelt. Von den mit *Oedipodium* verwandten Arten kann nur *Tayloria Dubyi* einigermassen ein solches Schwammgewebe aufweisen.

Die Brutkörper haben in der Regel zwei, ausnahmsweise drei als Scheitelzellen ausgebildete Initialen. Diese wachsen nicht zu Protonemafäden sondern zu Flächen aus, aus welchen dann mit den aus Sporen entstandenen gleichförmige Protonemablätter entstehen. Auch können die Scheitelzellen ihre Arbeit einstellen und können neue solche Protonemablätter entstehen, entweder aus Zellen des alten aus der Initiale hervorgegangenen Auswuchses oder aus daneben liegenden Zellen des Brutkörpers.

Sie stehen in den Blattachseln zusammen mit Schleimhaaren, auch gehen sie auf den Blattgrund hinauf.

Stützend auf den Tatsachen, dass die Fäden, aus welchen die Brutkörper gebildet werden, und die Haare der Anlage nach ganz gleich sind und dass sie ganz durch einander gebildet werden, fasse ich die Brutkörper und die Schleimhaare auf als homologe Gebilde. Beide sind auf, der Hauptsache nach, stammbürtiges Protonema zurück zu führen. Wenn die Brutkörper in einem Becher stehen, werden nach innen zu, die Blätter mehr und mehr reduziert, in der Mitte kann man dann beobachten, wie die ganzen Segmente zur Bildung der Brutkörper und Schleimhaare aufgeteilt werden, so dass dann der Unterschied zwischen Stamm und blattbürtigen Gebilden ganz verwischt ist.

Georgia pellucida Rab.

Die Brutkörper sind durch das direkte Auftreten einer zweischneidigen Scheitelzelle von denen von *Oedipodium*, wo in der Regel Quadrantenbildung statt findet, unterschieden. Im übrigen sind sie auch hier, wie die Schleimhaare auf Protonemafäden mit beschränktem Wachstum zurück zu führen. Auch die sogenannten Mittelbildungen sind keine metamorphosierte Blätter, sondern lassen sich gleichfalls von Protonemabildungen ableiten. Auf dem Quer-

schnitt durch junge Becher kann man auch hier sehen, wie in der Mitte die Blattanlagen mehr und mehr reduziert werden und wie die jüngsten Segmente ganz zur Bildung von Brutkörpern und Schleimhaaren aufgeteilt werden. Die Scheitelzelle kann aber, wie die Durchwachsungen zeigen, unter Umständen erhalten bleiben.

Die Protonemablätter entstehen hier meistens als seitliche Anhängsgebilde, ab und zu aber gehen sie auch aus der Spitze der Fäden hervor. Sie zeigen eine grosse Regenerationsfähigkeit. Dabei werden Adventivflächen erzeugt, die wieder zu Protonemablättern auswachsen und auch Knospen, diese Knospen ohne dass vorher ein sekundäres Protonemablatt gebildet wird. Diese und die Protonemablätter und die jungen noch rippenlosen Blätter von *Oedipodium* zeigen keine Polarität, während die älteren mit Rippen versehenen Blätter von *Oedipodium* eine gewisse Polarität zeigen. Bei *Oedipodium* entstehen nur Knospen, die bei den Protonemablättern und jungen Blättern nicht, bei den alten Blättern wohl von einem sekundären Protonemablatte vorangegangen werden.

Aulacomnium androgynum Schw.

Auf dem Querschnitt durch junge Knospen sieht man, dass erst aus dem Blatteile der Segmente, in den meisten Fällen vier Brutkörper entstehen. Die später auftretenden zwischen den anderen geschoben werdenden Brutkörper entstehen zum grössten Teil aus dem Stammteil der Segmente. Hier sind also auch die Brutkörper auf Protonemafäden zurück zu führen und zwar ist es hier sehr deutlich, dass zwischen blatt- und stammbürtigem Protonema kein prinzipieller Unterschied besteht. Auch hier werden die jüngsten Segmente ganz aufgebraucht und kann die Scheitelzelle, wie die Durchwachsungen zeigen, erhalten bleiben oder nicht.

Auch die Mittelbildungen lassen sich mit dieser Auffassung sehr gut erklären.

Die Pseudopodien haben eine grosse Regenerationsfähigkeit und zeigen dabei Polarität, unteh entstehen Rhizoiden, oben Chloronemafäden. Auch die Blätter können unter bestimmten Verhältnissen zu Protonemabildung veranlast werden.

Neben diesen drei auf Protonemabildung zurück zu führenden Brutkörperbildungen kann ich auch die bei *Tayloria Moritziana* und den *Splachnobryum*-Arten beschriebenen darauf zurückführen.

LITERATUR.

1. ÅNGSTROM. Dispositio muscorum in Scandinavia hucusque cognitorum. Upsaliae 1842.
2. BERGGREN. Om proembryots Utveckling och bygnad hos slägtena Diphyscium och Oedipodium. Botaniska Notiser 1873.
3. id. Studier öfver mossornas bygnad och utveckling. II Tetraphideae. Lunds Univ. Arsskrift 1870.
4. id. Jaktagelser öfver mossornas könlosa fortplantning. Lunds Univ. Arsskrift 1864.
5. BOLLETER. Fegatella conica. Beihefte z. Botan. Centralblatt. Bd. XVIII. 1905.
6. BRIDEL. Muscologia recentiorum omnium muscorum frondosorum hucusque cognitor. Gothae 1797—1822.
7. BROTHERUS. Moose in den Natürlichen Pflanzenfamilien.
8. CORRENS. Ueber die Brutkörper der Georgia pellucida und der Laubmoose überhaupt. Ber. der Deutschen Bot. Ges. Bd. XIII. p. 420.
9. id. Vorlaüfige Uebersicht über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane. Ber. D. Bot. Ges. 1897 p. 374.
10. id. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.
11. DICKSON. Fasciculi (IV) plantarum cryptogamicarum Britanniae. London 1785—1801.
12. GOEBEL. Organographie der Pflanzen.
13. id. Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora Bd. 72.

14. GOEBEL. Entwicklungsgeschichte der Prothallien von Gymnogramme leptophylla Dev. Bot. Zeitung 1877. p. 684.

15. id. Archegoniatenstudien. Flora Bd 76. p. 98.

16. id. Morphologische und biologische Studien. Annales du Jardin de Buitenzorg. VII. p. 69.

17. id. Ueber Jugendformen der Pflanzen. Sitzungsber. der mathem., physik. Klasse der K. Bayer. Akad. d. Wiss. XXVI. p. 464.

18. id. Ueber Regeneration im Pflanzenreich, Biol. Centralblatt 1902.

19. id. Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora. Erg. Band 1905. p. 408.

20. id. Archegoniaten Studien X. Beiträge zur Kenntniss australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906.

21. GREVILLIUS. Ueber den morphologischen Wert der Brutorgane bei Aulacomnium androgynum (L) Schwaegr. Ber. Deutschen Bot. Ges. XVI p. 111.

22. HABERLANDT. Beiträge zur Physiologie und Anatomie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrb. 1886.

23. HEDWIG. Species muscorum frondosorum. Opus postumum. Suppl. II. Leipzig 1823.

24. HOOKER et TAYLOR. Muscologia britannica. London 1818.

25. LEITGEB. Wachstum und Entwicklung der Antheridien bei *Sphagnum*. Sitz. ber. der Akad. Wiss. Wien. Mathem. naturw. Klasse Bd. LVIII (I) 1868. p. 525.

26. id. Die Antheridienstände der Laubmoose. Flora 1882.

27. LIMPRICHT. Laubmoose in Rabenhorst's Kryptogamenflora.

28. LINDBERG. Utkast till en naturlig Gruppering af Europas Bladmosser med opstelled Frugt. Helsingfors 1878.

20. LORENTZ. Studien zur vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Flora 1867.

30. MEYEN. Neues System der Pflanzenphysiologie, III.

31. MIGULA. Laubmoose in Thomé's Flora von Deutschland.

32. MÜLLER (C). (Berlin). Ueber die Entwicklung der Brutkörper von *Aulacomnium androgynum.* Ber. D. Bot. Ges. XV. 1897.

33. MÜLLER (C). (Halle). Genera muscorum.

34. NYMAN. Om bygnaden och utvecklingen af Oedipodium Griffithianum. Akad. Afhandling Upsala 1896.

35. OEHLMANN. Vegetative Fortpflanzung der *Sphagnaceen* nebst ihrem Verhalten gegen Kalk. Inaugur. Diss. Freiburg (Schweiz). Braunschweig. Vieweg u. Sohn. 1898.

36. OLTMANNS. Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. IV. Heft I.

37. ROTH. Die Europäischen Laubmoose. Bd. I.

38. RUTHE. Zwei neue europäische Arten der Laubmoosgattung Fissidens und über Fissidens bryoides var. gymnandrus. Hedwigia 1870. p. 177.

39. SCHIMPER. Synopsis muscorum. Ed. I und II.

40. id. Recherches morph. et anat. sur les mousses. Strassbourg 1848.

41. id. Bryologia europaea. Bd. III.

42. SMITH and SOWERBY. The English Flora. London 1824—36.

43. VALENTINE. Supplementary observations on the Development of the Theca. Transactions of the Linnean Society. London. XVIII. 1841.

44. VAUPPEL. Beiträge zur Kenntniss einiger Bryophyten. Flora Bd. 92 p. 346.

45. VELENOVSKY. Vergleichende Morphologie der Pflanzen I.